Publication spéciale canadienne des sciences halieutiques et aquatiques 63

(Traduction de l'anglais par J. Lanteigne, de la publication spéciale de F.R. Bernard intitulée « *Physiology and Mariculture of some Northeastern Pacific Bivalve Molluscs* » publiée en 1983)

La physiologie appliquée à la mariculture de certains bivalves (Mollusca) du Pacifique nord-est

F.R. Bernard

Ministère des Pêches et des Océans
Direction des services relatifs aux ressources
Station de biologie du Pacifique
Nanaïmo (C.-B.)
V9R 5K6

MINISTÈRE DES PÊCHES ET DES OCÉANS
Ottawa 1984

Publié par

Gouvernement du Canada
Pêches et Océans

Direction de l'information
et des publications scientifiques

Published by

Government of Canada
Fisheries and Oceans

Scientific Information
and Publications Branch

Ottawa K1A 0E6

© Ministre des Approvisionnements et Services Canada 1984
En vente dans les librairies autorisées, les autres librairies,
ou encore, par commande payable à l'avance, au
Centre d'édition du gouvernement du Canada,
Approvisionnements et Services Canada, Ottawa (Ont.) K1A 0S9.

Les chèques ou mandats-poste, payables en monnaie canadienne,
doivent être faits à l'ordre du Receveur général du Canada.

Un exemplaire de cette publication a été déposé,
pour référence, dans les bibliothèques partout au Canada.

Canada : 4 $ N° de cat. Fs 41-31/63F
Autres pays : 4.80 $ ISBN 0-660-91351-8
ISSN 0706-649X

Prix sujet à changement sans avis préalable
Ottawa

(English edition available)

Imprimé au Canada
par

Premier Printing Ltd.

On devra référer comme suit à cette publication :

BERNARD, F.R. 1984. La physiologie appliquée à la mariculture de certains bivalves (Mollusca) du Pacifique nord-est, *Publ. spéc. can. sci. halieut. aquat.* 63: 26 p.

Table des matières

	Page
Résumé/Abstract	iv
Introduction	1
Fonctions chez les bivalves	1
Matériel	2
Méthodes	3
Résultats	4
Discussion	8
Taille	10
Température	12
Salinité	15
Oxygène	16
Particules	17
Effets combinés	19
Importance pour la mariculture	20
Remerciements	21
Références	22

Résumé

BERNARD, F.R. 1984. La physiologie appliquée à la mariculture de certains bivalves (Mollusca) du Pacifique nord-est. *Publ. spéc. can. sci. halieut. aquat.* 63: 26 p.

La présente publication contient des équations décrivant les effets de la température, de la salinité et de l'oxygène de l'eau et de la nourriture sur les taux de ventilation et de consommation d'oxygène chez neuf espèces de mollusques bivalves de la province Orégonienne. Afin de se rapprocher le plus possible du cycle naturel, nous avons mené des expériences tout au long de l'année. L'état physiologique intrinsèque, découlant de l'alimentation passée, les régimes physiques dominants et le cycle gamétique influent profondément sur la performance. Les taux de consommation d'oxygène et de ventilation sont proportionnels à la surface du corps plutôt qu'au poids, mais sont fortement influencés par la taille et probablement l'âge.

Nous avons déterminé la ventilation d'après les besoins alimentaires plutôt que les besoins respiratoires. Le développement de longs siphons, tout en fournissant une protection dans un habitat profond, diminue le rendement de la ventilation comme l'indique l'absorption d'oxygène. Tous les bivalves n'ont pas la même capacité d'acclimatation qui permet de compenser des conditions ambiantes changeantes. Cette capacité peut même manquer complètement chez les formes d'eaux profondes et être très développée chez les mollusques habitant dans la zone intertidale supérieure. Il y a interactions importantes entre la salinité et la température, d'une part, et la consommation d'oxygène, d'autre part, chez l'huître géante du Pacifique (*Crassostrea gigas*) et le saxidomus lisse (*Saxidomus giganteus*). La tension d'oxygène semble être un facteur moins important dans le milieu naturel. La moule (*Mytilus edulis*) et l'huître géante du Pacifique sont les espèces les plus tolérantes d'une forte variation des conditions physiques, tandis que le pétoncle d'Alaska (*Patinopecten caurinus*) est l'espèce la moins tolérante.

Abstract

BERNARD, F.R. 1984. La physiologie appliquée à la mariculture de certains bivalves (Mollusca) du Pacifique nord-est. *Publ. spéc. can. sci. halieut. aquat.* 63: 26 p.

Equations describing the effects of water temperature, salinity, oxygen, and food availability on ventilation and oxygen consumption rates of nine species of bivalve molluscs from the Oregonian Province are given. Experiments were conducted throughout the year to more closely approximate the natural cycle. Intrinsic physiological states, mediated by nutritional history, prevailing physical regimes and the gametic cycle, profoundly influence performance. Oxygen consumption and ventilation rates are proportional to body surface area, rather than weight, but rates are strongly influenced by body size and probably age.

Ventilation is determined by food needs rather than respiratory requirements. Development of long siphons, while affording protection in the deep infaunal habitat, lowers the ventilation efficiency, as estimated by oxygen uptake. Acclimatory ability to compensate for changing environmental conditions is not equally developed in bivalves and may be entirely absent in deepwater forms and strongly developed in high intertidal dwellers. There are important interactions between salinity and temperature on oxygen consumption in the Japanese oyster (*Crassostrea gigas*) and the butter clam (*Saxidomus giganteus*). Oxygen tension appears to be a less important factor in the natural environment. The mussel (*Mytilus edulis*) and the Japanese oyster are most tolerant of wide variation in physical conditions and the weathervane scallop (*Patinopecten caurinus*) least so.

INTRODUCTION

Les mollusques bivalves, premiers organismes marins cultivés, sont reconnus depuis longtemps comme la source de protéines consommables dont le potentiel est le plus élevé par aire élémentaire parmi tous les types d'organismes de culture. Cele s'explique par le fait que, là où l'échange aqueux est suffisant, les bivalves concentrent la production primaire d'une grande étendue. De plus, bien qu'ils s'alimentent de minuscules particules, ils sont assez gros pour servir eux-mêmes de nourriture. Cette chaîne alimentaire sans intermédiaire mène à la conversion directe de la production primaire en protéines récoltables.

Pendant de nombreuses années, l'huître était la seule espèce cultivée et constituait une industrie importante sur les côtes canadiennes de l'Atlantique et du Pacifique. Récemment, l'intérêt s'est porté sur l'utilisation possible d'autres espèces de bivalves. Cette tendance s'apparente à une intensification mondiale de la mariculture, mais elle a également été stimulée par la décroissance des stocks naturels, suite à une surexploitation et à une perte d'habitat, et par la nécessité de remplacer progressivement la pêche par une production gérée.

Jusqu'à maintenant, cultiver des bivalves a généralement consisté à déplacer des stocks d'aires de croissance défavorables vers des zones propices à cueillir des juvéniles pour les garder en captivité dans un environnement adéquat jusqu'à ce qu'ils atteignent une taille commerciale. Les estuaires, les meilleures zones pour les espèces traditionnellement élevées, font l'objet d'utilisations et de demandes conflictuelles de la part des autres industries et de l'urbanisation. Cela a mené à des essais de culture, dans des régions que l'on considérait jusqu'ici comme inadéquates, ou à la manipulation d'un ou de plusieurs facteurs environnementaux en vue d'une accélération de la croissance. On s'intéresse également à de nouvelles espèces et l'on a déjà obtenu des résultats, comme pour ce qui est de la culture du pétoncle au Japon septentrional. Dans tous les cas, si l'on veut aller au-delà de la simple culture de base, il faut comprendre les besoins environnementaux des mollusques.

La présente étude porte sur le comportement physiologique et sur sa modification par les conditions environnementales caractéristiques du climat saisonnier des eaux peu profondes et des zones intertidales où vivent les espèces de bivalves d'importance commerciale. Quoique les taux de croissance et de mortalité sont d'un intérêt crucial pour le mariculteur, il n'est pas possible de les quantifier directement à court terme car ils sont masqués par des facteurs saisonniers concurrentiels du cycle vital. Par contre, les activités physiologiques telles que la consommation d'oxygène ou le taux de pompage sont faciles à surveiller et elles constituent de bons indices du rendement métabolique qui ultimement se manifeste dans la croissance et la survie. L'ouvrage présente de nouvelles données sur la respiration et les taux de pompage, à différentes températures, diverses salinités et des régimes d'apport d'oxygène variés, ainsi qu'une étude de leur importance pour la production et la survie. Cette information, ajoutée aux observations recueillies par l'auteur pendant 20 années de recherche et à l'examen de quelques-uns des principaux ouvrages publiés, sert à déterminer les écarts et les optimums des meilleures conditions environnementales pour la croissance somatique des neuf espèces à l'étude. Les ouvrages de base sur la physiologie sont morcelés, contradictoires et d'un abord difficile, et c'est pourquoi les mariculteurs les ont en général négligés. Cela est regrettable car c'est précisément cette information de base qui est si importante pour les études de faisabilité et qui souvent indique des solutions aux probèmes d'ordre pratique.

FONCTIONS CHEZ LES BIVALVES

La plupart des bivalves sont complètement enfermés dans une coquille en forme de boîte d'où peuvent émerger les bords du manteau, se prolongeant souvent en un long siphon, et le pied. Toutefois, la principale interaction avec l'environnement se fait par l'entremise du courant ventilatoire. Les branchies, généralement hypertrophiées, sont utilisées pour pomper des quantités d'eau beaucoup plus volumineuses qu'il est nécessaire pour la respiration. Cette structure contient aussi des systèmes muqueux et ciliaire permettant de capter et de recueillir des particules en suspension, dont l'espèce se nourrit. La morphologie des bivalves a été grandement influencée par leur dépendance à l'égard du pompage et de la collecte des éléments nutritifs contenus dans un grand volume d'eau et a permis à ce groupe de coloniser des habitats aquatiques très variés au cours d'une dispersion importante.

La vie passive des bivalves, avec leur coquille externe et leur dépendance envers l'eau pompée, se traduit par des réactions physiques limitées aux conditions externes fluctuantes; ces réactions consistent habituellement en une modification de la grandeur et de la forme des fentes des lames branchiales, en un changement de rythme et d'amplitude du battement ciliaire des branchies et en une variation de l'orientation et de la taille des ouvertures palléales. Toutes ces activités semblent se rattacher à deux mécanismes. Le premier est direct, instantané et probablement sous contrôle neural : le sectionnement du nerf branchial entraîne l'irrégularité ou la décroissance de l'activité ciliaire (Paparo 1973). Toutefois, des récepteurs chimiques et mécaniques sont aussi à l'oeuvre car les bivalves peuvent réagir différemment aux algues (Ballentine et Morton 1956). De façon typique, cette réponse initiale mène à une réaction excessive importante. Le second mécanisme comporte de lents changements adaptifs de l'activité, y compris des modifications à long terme des processus métaboliques de base (Wieser 1973) qui tendent toujours à amener les taux de rendement vers des niveaux moyens d'activité.

Les organismes qui se déplacent peuvent éviter certaines fluctuations environnementales typiques des zones intertidales et en eau peu profonde grâce à des migrations quotidiennes ou saisonnière. Les bivalves, pour leur part, sont sédentaires et resteront souvent toute leur vie au même

endroit ou ne se déplaceront que de quelques centimètres. Certaines espèces, dont le pétoncle, peuvent parcourir des distances appréciables et même entreprendre des migrations saisonnières. Toutefois, la plupart des bivalves sont obligés de subir les conditions ambiantes ou de cesser toute activité. Comme les autres animaux à sang froid, ils sont sensibles à la température et, dans les régions tempérées où s'effectue la plus grande partie de la mariculture, la production est déterminée principalement par ce facteur. Dans ces régions, les bivalves hibernent pendant la saison la plus froide et la croissance se limite à une courte période de l'année. Les fluctuations fréquentes et rapides de la température et de la salinité par suite du mouvement des masses aqueuses et du drainage des sols constituent un autre facteur très important dans les estuaires et les eaux peu profondes. Les espèces qui vivent enfouies profondément dans les sédiments sont protégées en partie de ces stress, mais la ventilation des eaux surjacentes annule rapidement l'effet isolant du sédiment, si bien qu'aucun avantage physiologique n'est manifeste.

Quoique la température soit le principal facteur environnemental qui influe sur le rendement, d'autres éléments dont la salinité (Schlieper et Kowalski 1956), l'oxygène (Bayne 1971a) et la concentration de particules en suspension (Jorgensen 1966) jouent des rôles interdépendants. Il est peu probable que, dans la nature, la répartition spatiale coïncide entièrement avec les optimums de ces facteurs car elle peut aussi dépendre de la prédation et de la disponibilité de niches. Quoique des conditions difficiles puissent être fréquentes, surtout dans la région intertidale, des changements dans les activités et les taux métaboliques ne peuvent pas être directement interprétés comme des symptômes de stress, mais peuvent constituer des adaptations marquées pour l'exploitation de conditions temporaires avantageuses.

De nombreux bivalves possèdent des mécanismes homéostatiques internes qui maintiennent les taux métaboliques presque au même niveau malgré les changements externes. Cette capacité compensatoire est toutefois limitée : un changement trop rapide ou trop radical entraîne un stress ou un déséquilibre entre l'absorption de nourriture et la dépense d'énergie, ce qui peut grandement influer sur les taux de rendement et de survie. On définit la *zone fonctionnelle* comme étant les conditions externes qui permettent une fonction physiologique normale et une relation avantageuse entre le gain et la perte d'énergie. À l'extérieur de la zone fonctionnelle se trouve la *zone de résistance* (Fry 1947) où la survie est possible mais où le rendement est menacé. Un trop grand éloignement de la zone fonctionnelle entraîne finalement la mort.

Selon Fry (1947), il existe trois niveaux distincts de respiration chez les poissons. Ce concept a été appliqué aux invertébrés par Halcrow et Boyd (1967), puis à la moule *Mytilus edulis* par Thompson et Bayne (1972). Ces taux sont résumés ci-dessous. Dans des conditions naturelles, il est rare qu'il en prédomine un en particulier; il se produit plutôt un mouvement constant vers un niveau compatible avec les conditions dominantes variables afin d'égaliser la ventilation (donc le taux de broutage) et la quantité de nourriture, ou de réduire la perte d'énergie pendant les périodes de jeûne ou de basses températures.

Le *taux métabolique basal* (TMB) représente le niveau d'activité correspondant au maintien des fonctions vitales chez les animaux privés de nourriture, ou le taux de catabolisme à jeun (Kleiber 1961). La ventilation et la consommation d'oxygène sont faibles et la sensibilité à la température peut être réduite. Chez l'huître, il s'agit du *métabolisme d'emmagasinage*.

Le *taux métabolique de routine* (TMR) s'applique au niveau de métabolisme des animaux qui se nourrissent et comprend la somme des coûts de ventilation, du métabolisme des aliments ingérés, de la croissance gonadale et somatique et des fonctions vitales de base (TMB). Pendant les périodes de concentrations exceptionnellement élevées de particules en suspension, une grande quantité d'énergie peut être dépensée pour la production du mucus nettoyeur. Il arrive aussi qu'une activité locomotrice s'effectue mais, comme ces fonctions sont de courte durée, le TMR est considéré comme le niveau d'activité d'un individu fixe, exposé à des concentrations optimales de particules en suspension.

Le *taux métabolique actif* (TMA) correspond au niveau d'activité temporairement élevé, stimulé par une augmentation de la température ou la présence de nourriture. Le TMA maximal est provoqué par une combinaison d'eau plus chaude et de nourriture tandis que l'importance de la réaction dépend du fait qu'elle se produit pendant le TMA ou le TMR.

MATÉRIEL

Les espèces étudiées peuplent la province Orégonienne du Pacifique nord-est qui s'étend des îles Aléoutiennes jusqu'à la Californie centrale. Des espèces apparentées vivent à des latitudes semblables dans le Pacifique occidental et l'Atlantique, mais seule la moule *Mytilus edulis* est cosmopolite. Le bivalve *Tapes philippinarum* (Adams et Reeve 1850), anciennement connu sous le nom de *Venerupis japonica* (Deshayes 1853), s'est bien intégré à la région après avoir été introduit accidentellement avec l'huître géante du Pacifique cultivée *Crassostrea gigas* (Thunberg 1795), laquelle ne se reproduit que sporadiquement sur les côtes canadiennes et américaines du Pacifique (Quayle 1964).

Les bivalves étudiés (tableau 1), appartenant à divers types morphologiques, ont été capturés dans différents habitats le long de la côte sud-est de l'île Vancouver (Colombie-Britannique, au Canada 49°N, 123°O). Les pétoncles (*Patinopecten caurinus*) ont été pêchés au chalut à la fin de mars et au début d'avril. Les hinnites géants (*Hinnites giganteus*) ont été pris par des plongeurs autonomes en avril et juillet. Les autres espèces, échantillonnées pendant toute l'année, ont été testées à une température proche de la température ambiante afin que soient représentées les diverses phases physiologiques du cycle annuel. Dans tous les cas, nous avons utilisé une série de tailles pour inclure les petits et les gros individus, mais les spécimens récemment métamorphosés et ceux de très petite taille n'ont pas été échantillonnés. D'autres types, dont les individus gérontiques, ont été testés au besoin.

TABLEAU 1 Liste des espèces avec leur nom vernaculaire, leur répartition et leur niche.

Espèce	Nom vernaculaire	Répartition	Profondeur	Niche
Mytilus edulis Linné, 1758	moule	27–74°N	Int. — 2 m	Épi.
Hinnites giganteus (Gray, 1825)	hinnite géant	25–60°N	Int. — 3 m	Épi.
Patinopecten caurinus (Gould, 1850)	pétoncle d'Alaska	41–57°N	Int. — 150 m	Épi.
Crassostrea gigas (Thunberg, 1793)	huître géante du Pacifique	35–55°N	Int.	Épi.
Clinocardium nuttalli (Conrad, 1837)	coque de Nuttall	33–60°N	Int. — 5 m	End.
Tresus capax (Gould, 1837)	mactre du Pacifique	35–60°N	Int. — 15 m	End.
Protothaca staminea (Conrad, 1837)	protothaca du Pacifique	23–70°N	Int. — 3 m	End.
Saxidomus giganteus (Deshayes, 1839)	saxidomus lisse	45–60°N	Int. — 5 m	End.
Tapes philippinarum (Adams & Reeve, 1850)	tapes japonais	37–50°N	Int.	End.

REMARQUE : Int. = intertidale; Épi. = épifaune; End. = endofaune

MÉTHODES

Nous avons déterminé les relations qui existent entre la température, la salinité et les particules en suspension, d'une part, et, d'autre part, la ventilation et la consommation d'oxygène, à l'aide d'individus de poids aussi uniforme que possible; il s'agissait d'animaux matures mais faisant encore l'objet d'une croissance somatique quantifiable. Les observations relatives à *Tresus capax*, par contre, s'appliquent davantage aux petits individus car les gros ne pouvaient entrer dans l'appareil expérimental. Nous avons obtenu le facteur de correction pour l'incidence du poids corporel à l'aide de séries de tailles variant de juvéniles à de gros individus matures.

Les spécimens d'espèces qui ne s'enfouissent pas ont été placés individuellement dans des plats pétri de verre. Les types fouisseurs ont été logés dans de petits bocaux carrés ou des béchers et recouverts de gravier et de gros sable lavés. Les contenants ont été maintenus près de la température et de la salinité ambiantes, dans de l'eau en circulation. Après 2 j, nous avons ajusté la température par 1 °C·j^{-1} jusqu'à ce que la température expérimentale soit atteinte. Un groupe de contenants a par la suite été transféré dans de petits aquariums pour une acclimatation de 30 j. Un des groupes baignait dans de l'eau salée, prélevée près de la surface de la baie Departure. *P. caurinus*, qui vit en eau profonde, a été maintenu dans des conditions semblables sauf que l'eau avait été pompée à une profondeur de 30 m et ne contenait aucune algue, afin que les conditions soient les plus naturelles possibles. Le groupe privé de nourriture consistait en un échantillon gardé à une température et à une salinité identiques, mais dans de l'eau passée à travers une série de filtres dont le dernier était une mèche de chandelle de 2–µm. Les fonctions décroissantes ont été mises en relation avec l'augmentation de la taille somatique, à l'aide d'une série de tailles, et tout le travail s'est fait en mai.

La sensibilité à la salinité a été déterminée à l'aide d'animaux nourris, acclimatés pendant 20 j à 15 °C et à 30 ‰. On a alors ajusté la salinité avec de l'eau distillée ou une solution concentrée d'Instant Ocean$^{M.D.}$. Cet ajustement s'est effectué en étapes de 10 ‰ pendant 6 h. Un salinomètre à induction a été utilisé pour mesurer la salinité, stabulée pendant 2 h avant toute mesure d'activité.

Nous avons mesuré la ventilation et la consommation d'oxygène à l'aide d'un système fermé à débit continu (fig. 1). La moyenne des trois chambres en parallèle constitue le taux. Nous avons répété les observations à trois intervalles de 4 h afin de tenir compte des changements dans les taux métaboliques. La perfusion dans les chambres a été maintenue à un minimum de 500 mL·min^{-1}, afin qu'il n'y ait pas de recirculation, et augmentée proportionnellement à des taux supérieurs de ventilation, ce qui constitue une source

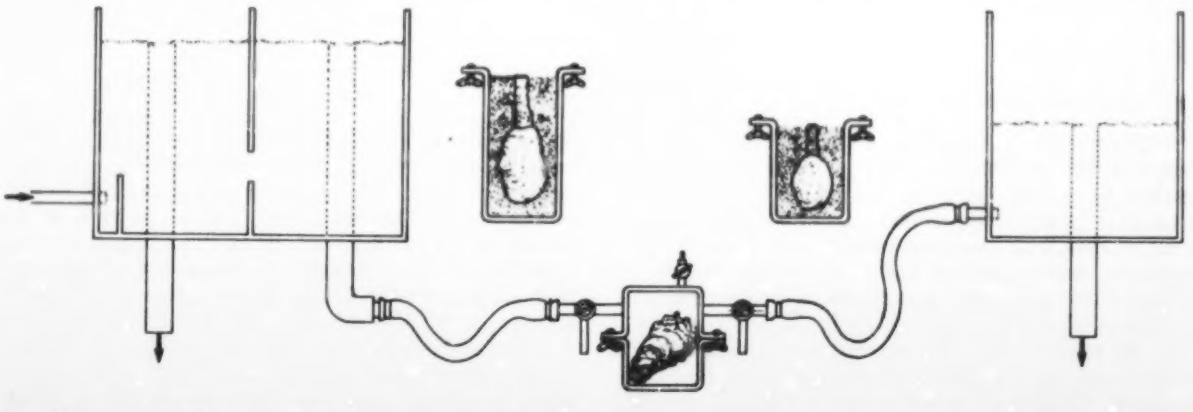

FIG. 1 Appareil à débit continu utilisé pour quantifier la ventilation et la consommation d'oxygène des bivalves et dont le récipient à spécimen peut être changé afin d'assurer un volume minimum de la chambre.

d'erreur pour la quantification de ce dernier élément. Pendant les phases de métabolisme réduit, nous avons diminué la perfusion à 100 $mL \cdot min^{-1}$, mais l'avons toujours maintenue à un volume supérieur à la ventilation. Le volume de la partie où logeait le spécimen pouvait être changé selon la taille de l'organisme, ce qui permettait de réduire au minimum la partie « active » du compartiment. Les orifices d'entrée et de sortie ont été soigneusement mis de niveau pour empêcher tout déséquilibre hydrostatique.

Nous avons déterminé la ventilation de deux manières. La différence entre les types de particules présentes à la sortie a été établie à l'aide d'un compteur électronique de particules de type Coulter (modèle B), selon la méthode de Sheldon et Parsons (1967), et multipliée par le taux de perfusion de la chambre. La rapidité de cet appareil a permis l'échantillonnage à divers taux de débit du compartiment. Quand le taux de rétention des particules n'augmentait plus, le volume était considéré comme le taux de filtration selon la méthode décrite par Möhlenberg et Riisgård (1979). Des expériences ont prouvé que l'algue unicellulaire *Tetraselmis* et des sphérules de plastique de >15µm étaient toutes retenues; par conséquent, le taux de filtration a été considéré comme étant équivalant à la ventilation totale. En maintenant les taux de débit de la chambre bien au-dessus du taux maximal de ventilation, on a remédié aux erreurs introduites par la recirculation interne dans les systèmes à débit continu (Riisgård 1977). Le petit volume du compartiment, ajouté au léger brassage, a éliminé les espaces vides, ce qui a rendu négligeables les erreurs dans la vraie concentration des particules présentes dans le courant inhalant (Hildreth et Crisp 1976). Les calculs ont été basés sur plusieurs catégories de tailles et vérifiés périodiquement à l'aide de sphérules de 15–µm en plastique (Dow Chemical). Nous avons utilisé des particules >2µm afin d'éliminer les erreurs causées par la production de petites particules par les bivalves (Hildreth 1980) et qui peuvent se traduire par une sous-estimation de l'absorption. Nous avons aussi surveillé la ventilation en quantifiant la perte de chaleur d'une sonde de thermistance chauffée et placée dans le courant exhalant (McCammon 1965). Ce système permettait de déceler les très faibles niveaux de ventilation pendant le jeûne, à basse température, et a été laissé en place pendant les évaluations indirectes (rétention de particules) de la ventilation. La consommation d'oxygène a été suivie à l'aide d'une partie de l'échantillon prélevé pour le dénombrement des particules, selon la méthode normalisée de titrage de Winkler modifiée pour les petits échantillons (Strickland et Parsons 1968).

Nous avons mené deux séries d'expériences sur la ventilation et la consommation d'oxygène accélérées, entraînées par une augmentation de la température et la présence de nourriture. La première série portait sur des animaux, nourris et au jeûne, acclimatés pendant 30 j à 10 °C et 30 ‰. Après avoir élevé la température par 2 $°C \cdot j^{-1}$, nous avons testé le rendement. Le deuxième groupe était composé d'individus aux taux métaboliques déterminés.

Nous avons déterminé le poids corporel sec d'un sous-échantillon avant chaque expérience afin de vérifier s'il se produisait un changement. Après la réalisation de l'expérience, tous les bivalves ont été ouverts et la chair, séchée à 100 °C jusqu'à un poids constant, a été pesée. Les valeurs obtenues ont été utilisées pour des observations relatives au poids. Nous avons calculé la relation entre les facteurs externes, d'une part, et la ventilation et la consommation d'oxygène, d'autre part, à l'aide d'équations de régression selon la méthode des moindres carrés.

La fréquence des tailles des particules a été établie à l'aide du compteur Coulter pendant les déterminations du taux de ventilation. Nous avons utilisé un deuxième groupe de bivalves acclimatés à 14 °C et 30 ‰ pour savoir s'il existait une sélectivité de taille des particules. Du plancton naturel a été capturé à l'aide de filet dans la baie Departure et les lacunes dans la série de tailles ont été comblées par *Monochrysis* (de 3 à 5 µm en diamètre) et *Tetraselmis* (de 5 à 10 µm en diamètre) cultivés. D'après nos observations, les particules inorganiques habituellement utilisées gênent la ventilation mais non l'absorption. Le kieselguhr, la bentonite et la terre à foulon ont tous fait baisser le rendement, mais des suspensions « naturelles » composées principalement d'argile et de particules sèches n'ont eu aucun effet inhibiteur. Les dénombrements ont été effectués à diverses tailles sphériques équivalentes et nous avons testé la sélectivité à l'aide de l'indice de choix de Jacobs (1974) modifié (Ivlev 1961). Des filtres de verre pesés à l'avance ont servi à calculer les poids totaux des particules en suspension et la partie organique a été déterminée par oxidation humide. (Strickland et Parsons 1968).

RÉSULTATS

Les données de base (Bernard 1983) ont été réunies et traitées selon des méthodes statistiques normalisées. Pour faciliter les choses, les relations entre la consommation d'oxygène, la ventilation et la taille sont exprimées à l'aide d'un ajustement de courbe allométrique (tableau 2). Les exposants, tous positifs, varient respectivement de 0,35 à 0,70 et de 0,65 à 0,84 pour la ventilation et la consommation d'oxygène. Ces valeurs sont en général compatibles avec celles de Bayne (1976), sauf pour les très grosses *Mytilus californianus* qui ont produit des exposants négatifs. Les exposants relatifs à la ventilation sont inférieurs à ceux de l'absorption d'oxygène, ce qui porte à croire à une relation avantageuse entre l'efficacité et la taille, ou à une sensibilité accrue aux conditions peut-être défavorables en laboratoire. Les observations interspécifiques comparatives peuvent être exprimées comme un taux en fonction d'un poids corporel unitaire pour donner le QO_2 ($mL\ O_2 \cdot h^{-1} \cdot g^{-1}$) de la consommation d'oxygène et, de la même façon, le QV_2 ($L \cdot h^{-1} \cdot g^{-1}$) de la ventilation. On peut aussi se référer à un poids corporel normalisé sans dimension que l'on obtient en divisant par W^b pour obtenir le SO_2 et le SV_2.

À cause des importantes variations des optimums et des terminus métaboliques en fonction des températures saisonnières changeantes, nous avons suivi les activités de spécimens capturés à diverses périodes de l'année afin de nous rapprocher davantage du vrai cycle annuel et avons dé-

terminé les TMR et TMA à des concentrations à peu près normales des particules en suspension. Les résultats représentent les limites de la tolérance thermique et les zones de ventilation et de consommation d'oxygène normales. Une basse température entraîne la fermeture des oreillettes et peu ou pas d'activité métabolique, même si les ouvertures palléales sont complètement dilatées. Une augmentation de la température se traduit par une légère activité instable jusqu'à ce que le *seuil thermique inférieur* soit dépassé; il se produit alors un accroissement soudain et important de l'activité Vient ensuite la *zone fonctionnelle* qui correspond à l'écart thermique où la ventilation et la consommation d'oxygène sont régulières et vigoureuses. À une certaine température, l'activité thermique devient irrégulière, les muscles adducteurs se relâchent, les bords du manteau deviennennt insensibles au toucher et la ventilation cesse : le *seuil thermique supérieur* est atteint.

Nous avons testé les réactions au niveau de la ventilation et de la consommation d'oxygène à des variations de température dans la zone fonctionnelle chez des individus privés de nourriture et des individus en phase active d'alimentation. Les spécimens à jeun (TMB) ont augmenté leurs taux de ventilation et de consommation d'oxygène en fonction d'une augmentation de la température. Cette

TABLEAU 2 Constantes de régression de la ventilation ($L \cdot h^{-1}$) et de la consommation d'oxygène (mL $O_2 \cdot h^{-1}$) en fonction du poids sec (g) de la chair de neuf espèces de bivalves acclimatés à 15 °C et à 29 ‰.

Espèce	*n*	Variation de poids	Ventilation			Consommation d'oxygène		
			a	*b*	r^2	*a*	*b*	r^2
T. philippinarum	12	0,33–2,76	3,706	0,698	0,91	0,518	0,807	0,90
C. nuttalli	18	0,68–6,68	3,770	0,607	0,92	0,733	0,778	0,77
M. edulis	22	0,18–1,67	1,166	0,565	0,90	0,340	0,787	0,95
C. gigas	26	0,51–6,50	5,132	0,556	0,94	0,708	0,737	0,86
P. caurinus	10	2,31–7,88	2,121	0,553	0,80	0,920	0,836	0,81
P. staminea	25	0,44–3,86	2,171	0,517	0,84	1,477	0,829	0,88
H. giganteus	5	4,32–8,60	1,366	0,474	0,94	0,842	0,652	0,80
S. giganteus	23	0,30–7,07	1,281	0,430	0,91	0,924	0,655	0,90
T. capax	12	4,83–16,81	1,652	0,354	0,96	9,909	0,667	0,56

REMARQUE : *a* et *b* sont des paramètres ajustés dans l'équation $Y = aX^b$ de la courbe de puissance où *X* représente poids corporel sec; r^2 = coefficient de corrélation.

TABLEAU 3 Constantes de régression de la ventilation ($L \cdot h^{-1}$) et de la consommation d'oxygène (mL $O_2 \cdot h^{-1}$) en fonction de la température d'acclimatation (°C) chez neuf espèces de bivalves, au taux métabolique basal (salinité de 29 ‰).

Espèce	*n*	Poids (g)	Variation (°C)	Ventilation			Consommation d'oxygène		
				a	*b*	r^2	*a*	*b*	r^2
P. caurinus	36	7,21	4–15	0,671	0,123	0,81	0,110	0,007	0,69
S. giganteus	36	2,98	5–21	–0,297	0,086	0,82	0,079	0,029	0,76
T. philippinarum	45	0,59	5–25	–0,289	0,080	0,92	0,117	0,017	0,76
T. capax	36	7,08	6–20	0,078	0,072	0,84	0,573	0,110	0,64
H. giganteus	36	7,63	5–20	0,063	0,063	0,78	0,149	0,003	0,67
P. staminea	36	0,71	6–20	–0,260	0,062	0,88	0,070	0,010	0,70
C. nuttalli	36	3,29	4–22	0,105	0,046	0,70	0,188	0,009	0,78
C. gigas	54	1,43	4–28	0,087	0,044	0,85	–0,006	0,008	0,89
M. edulis	60	0,27	2–25	–0,010	0,043	0,91	0,050	0,005	0,75

REMARQUE : *a* et *b* sont des paramètres ajustés dans l'équation linéaire $Y = a + bX$ où *X* représente la température; r^2 = coefficient de corrélation.

TABLEAU 4 Constantes de régression de la ventilation ($L \cdot h^{-1}$) et de la consommation d'oxygène (mL $O_2 \cdot h^{-1}$) en fonction de la température d'acclimatation (°C) chez neuf espèces de bivalves, au taux métabolique de routine (salinité de 29 à 30 ‰).

Espèce	*n*	Poids (g)	Variation (°C)	Ventilation			Consommation d'oxygène		
				a	*b*	r^2	*a*	*b*	r^2
T. capax	36	7,21	6–20	–2,196	1,899	0,87	0,283	0,226	0,84
P. caurinus	36	6,83	4–15	0,575	1,757	0,79[1]	–0,047	0,200	0,78[2]
H. giganteus	35	7,33	5–20	–0,663	1,662	0,86	–0,022	0,141	0,84
P. staminea	36	0,62	6–20	–1,423	1,561	0,89	–1,005	0,844	0,85
S. giganteus	40	3,05	5–21	–1,455	1,382	0,90	–0,473	0,473	0,96
C. nuttalli	36	3,92	4–22	–0,634	1,244	0,72	0,085	0,160	0,88
T. philippinarum	45	0,69	5–25	–0,189	1,208	0,81	0,149	0,131	0,85
C. gigas	54	1,67	4–28	0,553	1,112	0,73	0,053	0,136	0,89
M. edulis	60	0,32	2–25	–0,232	0,923	0,91	0,061	0,140	0,92

REMARQUE : *a* et *b* sont des paramètres ajustés dans l'équation $Y = a + b \ln X$ de la courbe logarithmique où *X* représente la température; r^2 = coefficient de corrélation. [1]Équation linéaire = 1,469 = 0,290; r^2 = 0,90. [2]Équation linéaire = 0,054 = 0,033*X*; r^2 = 0,89.

corrélation linéaire, présentée au tableau 3, est disposée en ordre de valeurs décroissantes de la pente (*b*) et représente un important indicateur biologique de la dépendance thermique. Les animaux nourris selon un TMR étaient plus indépendants; la relation décrite par une courbe logarithmique ne s'applique donc plus, sauf dans le cas du pétoncle *P. caurinus* où la courbe la mieux ajustée demeure linéaire (tableau 4). Le déplacement vers le bas de l'extrémité supérieure de la courbe du taux en fonction de la température des autres espèces est imputable à une sensibilité thermique réduite, entraînée par les processus d'acclimatation.

La réaction au cours du TMA varie selon l'état initial, soit le TMB (individus privés de nourriture) ou le TMR (individus nourris). Dans le premier cas, la réponse après une augmentation de 5 °C au-dessus de la température d'acclimatation est linéaire pour la ventilation (tableau 5), représentant un simple déplacement vers le haut de la ligne de régression, mais consiste en une fonction de puissance pour la consommation d'oxygène. Chez les animaux dont le TMR a été élevé à un TMA, la meilleure façon de représenter la courbe du TMA est une fonction de puissance pour la ventilation, mais une fonction linéaire concorde mieux à la consommation d'oxygène, sauf dans le cas de *P. caurinus* où la courbe demeure linéaire (tableau 6). L'importance biologique de ces modèles linéaires et non linéaires, qui diffèrent de façon significative, se traduit par une capacité d'accroissement partiel de la consommation d'oxygène à partir d'une absorption réduite pendant le TMB. Par contre, c'est au cours du TMR que les taux de ventilation accusent leurs plus fortes dépendances par rapport à la température.

Les taux aigus maximums de consommation d'oxygène et de ventilation se manifestent par suite d'une variation de la température de 5 °C ou moins. Chez les animaux acclimatés à 15 °C et soumis à une augmentation de température à un taux de 0,2 °C par minute, la courbe instantanée du taux en fonction de la température à l'intérieur de la zone fonctionnelle est en forme de cloche et le maximum est atteint à 20 °C. C'est une équation polynomiale du 2^e degré qui décrit le mieux cette relation; les valeurs pour la consommation d'oxygène sont présentées au tableau 7. La température d'acclimatation déplace le point de sensibilité thermique maximale et le taux fonctionnel global.

Une augmentation de la salinité de 30 ‰ à des valeurs plus élevées que celles des eaux marines locales (32 ‰) a peu d'effet, mais des hausses de plus de 10 ‰ entraînent une baisse de l'activité. Selon les taux de ventilation et de consommation d'oxygène déterminés, une réduction de la salinité entraîne un stress. Aucune variation importante de la sensibilité n'est présente chez les animaux de différentes tailles. La réaction des spécimens privés de nourriture (TMB) et nourris (TMR) était semblable et, comme les quotients de ventilation et de consommation d'oxygène sont restés stables, les résultats sont discutés en terme de ventilation seulement.

TABLEAU 5 Constantes de régression de la ventilation ($L \cdot h^{-1}$) et de la consommation d'oxygène (mL $O_2 \cdot h^{-1}$) en fonction de la température (°C) chez neuf espèces de bivalves dont le taux métabolique basal a été élevé à un taux aigu par suite d'une augmentation de 5 °C à une salinité de 29 ‰.

Espèce	*n*	Poids (g)	Variation (°C)	Ventilation[1]			Consommation d'oxygène[2]		
				a	*b*	r^2	*a*	*b*	r^2
P. caurinus	28	7,63	9–15	1,521	0,208	0,82	0,072	0,625	0,76
S. giganteus	31	2,81	10–25	–0,447	0,133	0,94	0,204	0,455	0,70
T. capax	30	7,24	11–25	0,648	0,130	0,72	0,472	0,262	0,77
P. staminea	29	0,82	11–25	0,259	0,110	0,86	0,112	0,448	0,94
H. giganteus	35	7,20	10–25	0,562	0,060	0,78	0,095	0,375	0,75
T. philippinarum	42	0,61	10–25	0,515	0,056	0,70	0,242	0,227	0,76
C. nuttalli	35	3,28	9–25	0,218	0,050	0,90	0,104	0,427	0,81
M. edulis	50	0,33	7–25	0,195	0,047	0,73	0,048	0,613	0,83
C. gigas	51	1,31	9–25	0,592	0,026	0,79	0,144	0,216	0,79

REMARQUE : *a* et *b* sont des paramètres ajustés dans l'équation $Y = a + bX$ du taux de ventilation (1) et dans l'équation $Y = aX^b$ de la courbe de puissance de la consommation d'oxygène (2), où *X* représente la température; r^2 = coefficient de corrélation.

TABLEAU 6 Constantes de régression de la ventilation ($L \cdot h^{-1}$) et de la consommation d'oxygène (mL $O_2 \cdot h^{-1}$) en fonction de la température (°C) chez neuf espèces de bivalves, dont le taux métabolique de routine a été élevé à un taux aigu par suite d'une augmentation de 5 °C à une salinité de 29 ‰.

Espèce	*n*	Poids (g)	Variation (°C)	Ventilation[1]			Consommation d'oxygène[2]		
				a	*b*	r^2	*a*	*b*	r^2
H. giganteus	33	7,11	10–25	0,675	0,693	0,81	0,171	0,021	0,92
P. staminea	30	0,75	11–25	0,818	0,611	0,91	0,215	0,067	0,86
S. giganteus	36	7,50	10–25	0,824	0,551	0,80	0,490	0,052	0,70
C. nuttalli	36	3,92	9–25	0,856	0,537	0,88	0,341	0,019	0,91
T. capax	30	6,83	9–25	1,303	0,514	0,95	0,427	0,105	0,92
M. edulis	52	0,41	7–25	1,208	0,468	0,81	0,278	0,060	0,88
P. caurinus	28	7,14	9–15	2,058	0,457	0,87[3]	0,211	0,043	0,83
C. gigas	54	1,67	9–25	2,243	0,339	0,83	0,414	0,038	0,84
T. philippinarum	42	0,66	10–25	1,770	0,330	0,70	0,285	0,041	0,71

REMARQUE : *a* et *b* sont des paramètres ajustés dans l'équation $Y = aX^b$ de la courbe et puissance du taux de ventilation (1) et dans l'équation linéaire $Y = a + bX$ de la consommation d'oxygène (2), où *X* représente la température; r^2 = coefficient de corrélation. (3) Équation linéaire = 2,713 + 0,307*X*; r^2 = 0,92.

TABLEAU 7 Constantes de régression de la consommation d'oxygène (mL $O_2 \cdot h^{-1}$) en fonction de la température chez neuf espèces de bivalves dont le taux métabolique de routine a été élevé à un taux aigu instantané par suite de l'acclimatation à 15 °C à une salinité de 30 ‰.

Espèce	n	Variation (°C)	B_0	B_1	B_2	r^2
M. edulis	30	2–25	–0,697	0,153	–0,0042	0,87
P. caurinus	6	2–15	–0,606	0,161	–0,0045	0,83
T. capax	10	5–20	–0,637	0,126	–0,0034	0,79
P. staminea	15	5–25	–0,677	0,169	–0,0049	0,95
S. giganteus	8	5–20	–0,990	0,230	–0,0065	0,84
C. nuttalli	12	5–20	–0,671	0,142	–0,0039	0,87
T. philippinarum	25	5–25	–0,581	0,153	–0,0044	0,76
H. giganteus	7	5–20	–0,325	0,083	–0,0022	0,83
C. gigas	29	5–25	–0,680	0,141	–0,0034	0,75

REMARQUE : Les paramètres sont des fonctions ajustées dans l'équation polynomiale du 2e degré $Y = B_0 + B_1X + B_2X^2$, où X représente la température; r^2 = coefficient de corrélation.

TABLEAU 8 Salinité critique pour la venulation à la DL_{50} après 72 h chez neuf espèces de bivalves acclimatés à 10 °C et 30 ‰.

Espèce	DL_{50}	%	Espèce	DL_{50}	%	Espèce	DL_{50}	%
P. caurinus	22	≈24	*C. nuttalli*	12	21	*T. philippinarum*	8	15
H. giganteus	19	22	*T. capax*	15	20	*C. gigas*	8	12
S. giganteus	15	21	*P. staminea*	10	20	*M. edulis*	5	9

TABLEAU 9 Nombre moyen calculé de jours avant le rétablissement[a] de la ventilation chez neuf espèces de bivalves soumis à une salinité décroissante après une acclimatation à 12 °C et 20 ‰.

Espèce	27 ‰	24 ‰	21 ‰	18 ‰	15 ‰	12 ‰
P. caurinus	61					
H. giganteus	50	>70				
T. capax	54	>70	>70			
S. giganteus	60	>70	>70			
P. staminea	32	60	>70	>70		
C. nuttalli	35	47	67	>70		
T. philippinarum	15	21	48	>70		
C. gigas	30	44	59	>60	>62	>70
M. edulis	20	37	63	>70	>70	>70

[a]Arbitrairement fixé à 80 % du taux initial de ventilation.

TABLEAU 10 Constantes de régression de la consommation d'oxygène (mL $O_2 \cdot h^{-1}$) en fonction de l'oxygène ambiant (mm Hg) chez neuf espèces de bivalves, aux taux métabolique basal et de routine. 12 °C, 29 ‰.

	TMB				TMR			
Espèce	B_0	B_1	B_2	r^2	B_0	B_1	B_2	X^2
M. edulis	–0,014	$7,2 \times 10^{-3}$		0,97	0,170	$17,3 \times 10^{-3}$	-6×10^{-5}	0,93
P. caurinus	0,026	18×10^{-3}	-9×10^{-5}	0,91	0,029	$18,4 \times 10^{-3}$	-10×10^{-5}	0,91
S. giganteus	0,013	$12,2 \times 10^{-3}$	-3×10^{-5}	0,95	–0,103	$18,3 \times 10^{-3}$	-7×10^{-5}	0,88
T. philippinarum	0,401	$19,4 \times 10^{-3}$	-6×10^{-5}	0,91	–0,560	$27,6 \times 10^{-3}$	-12×10^{-5}	0,87
T. capax	–0,131	$14,7 \times 10^{-3}$	-4×10^{-5}	0,89	–0,063	$21,1 \times 10^{-3}$	-10×10^{-5}	0,86
H. giganteus	–0,101	$14,3 \times 10^{-3}$	-4×10^{-5}	0,82	0,095	$17,6 \times 10^{-3}$	-8×10^{-5}	0,87
P. staminea	–0,073	$8,8 \times 10^{-3}$	-1×10^{-5}	0,80	–0,150	$22,2 \times 10^{-3}$	-11×10^{-5}	0,89
C. nuttalli	0,224	$2,0 \times 10^{-3}$	0	0,84	–0,250	$20,4 \times 10^{-3}$	-9×10^{-5}	0,81
C. gigas	–0,041	$8,0 \times 10^{-3}$	0	0,85	0,088	$20,2 \times 10^{-3}$	-8×10^{-5}	0,78

REMARQUE : B_0, B_1 et B_2 sont des paramètres ajustés dans l'équation polynomiale du 2e degré $Y = B_0 + B_1X + B_2X^2$, où X représente la concentration d'oxygène sous pression partielle, r^2 = coefficient de corrélation.

La *salinité critique*, qui décrit la limite inférieure de la *zone fonctionnelle de salinité*, se définit comme la faible salinité qui entraîne des signes de stress ou la fermeture des oreillettes. La courbe de réaction totale adopte la forme de cloche à cause d'une augmentation de la sensibilité au fur et à mesure que la salinité s'éloigne de la valeur d'acclimatation. Les régressions pour les neuf espèces étudiées accusent des courbes semblables quand on les soumet à des augmentations de salinité de l'ordre de 10 ‰. Exprimée en pourcentage du taux initial, la diminution est linéaire ($Y = -54,2 + 5,9X$) entre 30 ‰ et les salinités critiques pour chaque espèce. Le tableau 8 comprend la DL_{50} après 72 h et les salinités critiques instantanées décroissantes. Le temps de récupération par suite des changements de salinité augmente à mesure que les variations deviennent plus importantes. La période d'acclimatation aux changements de salinité, calculée

arbitrairement comme le nombre de jours nécessaires pour le rétablissement de 80 % du taux initial de ventilation, variait beaucoup chez les diverses espèces (tableau 9).

Van Winkle et Mangum (1975) ont étudié différents modèles de régression pour l'analyse de l'absorption d'oxygène en fonction de la tension d'oxygène ambiant. Ils en sont arrivés à la conclusion que le modèle polynomial quadratique fournissait la meilleure description statistique tout en permettant des comparaisons interspécifiques. Comme la plupart des ouvrages présentent les données sur l'oxygène dissous en terme de pression partielle du gaz, des facteurs de conversion (Pierce *et al.* 1973) ont été utilisés pour transformer mm Hg en mL $O_2 \cdot L^{-1}$. La fonction calculée pour l'équation polynomiale du 2e degré représentant la consommation d'oxygène pendant le TMB et le TMR en fonction de l'oxygène ambiant révèle des différences importantes (tableau 10).

Les effets différentiels de diverses combinaisons de température et de salinité sur les taux de ventilation de *C. gigas* et de *S. giganteus* sont marqués. Il existe, chez les espèces qui habitent la partie mitoyenne de la zone tidale, une plus grande sensibilité à une salinité réduite par suite d'une augmentation de la température; ainsi, *S. giganteus* (endofaune) est plus sensible que *C. gigas* (épifaune) qui vit dans la haute zone intertidale.

DISCUSSION

La conception expérimentale et la manipulation des bivalves sont critiques lorsqu'il s'agit d'établir les taux métaboliques, déterminés par les taux de consommation d'oxygène ou de pompage, car ces facteurs sont sensibles à de nombreuses conditions externes et internes. Il est probable que ces deux facteurs soient, à eux seuls, responsables d'une grande partie des différences dans les estimations publiées sur la physiologie des bivalves. D'autres problèmes découlent de variations individuelles. Même si elles réagissent directement aux facteurs extérieurs, les bivalves ne sont pas des automates : certains individus d'une espèce donnée peuvent passer par des périodes d'activité négligeable, garder leurs oreillettes fermées pendant des conditions apparemment idéales ou connaître des périodes d'activité intermittente (Newell 1966). De plus, il arrive que des spécimens manifestent des taux métaboliques uniformément inférieurs ou supérieurs à ceux de la population générale. Cette variabilité est peut-être génotypique (Haley *et al.* 1975) et peut expliquer les écarts de croissance individuelle parmi des populations maintenues dans des conditions identiques. Le moment de l'observation peut aussi influer sur le rendement. On a formulé l'hypothèse que, chez certains bivalves, l'ouverture des oreillettes suit un cycle lunaire continu (Brown 1954; Brown *et al.* 1956), mais la réinterprétation des données n'a pas étayé ce fait (Enright 1965). Aucun régime cyclique n'a été remarqué chez les espèces utilisées au cours de la présente étude. Les oreillettes sont restées ouvertes pendant presque tout le temps où les conditions externes étaient propices, comme l'a signalé Loosanoff et Nomejko (1946) pour les huîtres. Cela est normal car la fermeture des oreillettes nécessite une contraction constante des muscles adducteurs qui s'opposent au ligament. Il est bien établi que les fonctions peuvent être intermittentes chez les bivalves (Newell 1966), avec des régimes de rendement très variables et peut-être cycliques (De Wilde 1973). Les rythmes tidaux d'ouverture des oreillettes sont bien déterminés (Morton 1970). Aucun régime cyclique n'a été découvert par suite des observations de plusieurs espèces infratidales, mais des variations individuelles importantes étaient présentes. Les taux de ventilation et de consommation d'oxygène varient selon la température; la durée d'ouverture des oreillettes est aussi en corrélation avec ce facteur et varie entre 5 et 95 % à 30 °C chez l'huître *C. gigas* (Bernard 1972).

En plus des variations intrinsèques de réaction, décrites ci-dessus, l'examen d'un seul facteur isolé pour déterminer l'incidence des paramètres physiques qui agissent sur un système écologique complexe ne nous apprend pas ce qui se passe à l'état naturel. Ce n'est cependant qu'à l'aide de cette dissection des composantes que l'on peut élaborer une compréhension de l'ensemble. Au cours de la présente étude, nous avons gardé les bivalves dans un environnement constant jusqu'à ce que s'établisse un régime fonctionnel équilibré. L'effet immédiat du changement d'un facteur physique a été noté et suivi jusqu'à l'établissement d'un autre état d'équilibre. L'application de ces données à la situation naturelle doit se faire avec prudence car des conditions uniformes sont rarement présentes dans la nature. De fait, les environnements en estuaire et en eaux peu profondes sont caractérisés par des fluctuations fréquentes et brusques de presque tous les facteurs physiques. Afin d'obtenir des réponses aussi rapprochées que possible des réactions normales, nous avons capturé des bivalves tout au cours de l'année et les avons testés dans des conditions proches de la température ambiante pour déterminer le cycle d'activité annuel et les changements attribuables à l'acclimatation.

Les taux de ventilation et de consommation d'oxygène que nous avons observés sont sensiblement inférieurs en général à ceux signalés dans la majorité des ouvrages publiés. Nous soutenons que nos résultats, basés sur le rendement moyen de trois individus pendant 12 h et quantifié plusieurs fois par année, se rapprochent plus de l'état naturel et peuvent être utilisés pour extrapoler une estimation des fonctions saisonnières. Nos valeurs moins élevées peuvent aussi résulter des longues périodes d'acclimatation et des soins spéciaux donnés aux bivalves afin d'éliminer le stress. Même si les expériences ont toutes été normalisées, nous avons obtenu une grande variabilité mais les individus dormants ou léthargiques n'ont pas été éliminés. Les observations de *C. gigas* et les évaluations des variations individuelles (fig. 2) représentent la série entière. Il est probable que notre conception expérimentale soit responsable des taux métaboliques peu élevés que nous avons notés, mais certains faits portent à croire que les taux physiologiques intrinsèques des bivalves locaux sont moins élevés que ceux des autres régions. Il semble que ce soit le cas pour la moule *M. edulis*, supposément cosmopolite, qui semble croître plus vite dans l'Atlantique qu'au large de la Colombie-

Britannique (fig. 3). Les taux très élevés de croissance en Espagne sont imputables au minimum thermique élevé (fig. 3d). Dans des conditions presque semblables à celles de la Colombie-Britannique, la croissance était plus rapide en Écosse (fig. 3c) et en Nouvelle-Écosse (fig. 3b) où les conditions paraissaient moins idéales. Ces différences semblent être générales et ne résultent probablement pas de la présence d'un microhabitat. On peut considérer la croissance comme un indice général du taux métabolique, un certain changement génétique de la capacité physiologique peut donc avoir eu lieu chez des espèces dont les populations de l'Atlantique et du Pacifique ont été séparées depuis le début du pliocène.

Des variations dans les conditions externes entraînent une modification des taux métaboliques. La réaction d'un organisme dépend principalement de trois caractéristiques du paramètre à l'étude, soit sa valeur moyenne, sa variance et son régime temporel. La valeur moyenne fixe les limites générales de survie et donc de répartition. La variance, pour sa part, met en question la faculté intrinsèque d'adaptation de l'espèce. Enfin, le régime temporel détermine le taux et le cheminement de la réaction, y compris le facteur saisonnier critique parce que la réponse est contrôlée en grande partie par les conditions physiologiques internes, surtout la gamétogénèse. Dans le cas d'un changement graduel, une adaptation physiologique synchronisée peut avoir lieu tandis qu'un changement soudain ou plus important entraînera un rendement déséquilibré qu'un éventuel processus d'acclimatation pourra ajuster avec le temps. Une interruption de l'activité peut permettre d'éviter les changements soudains à court terme, mais les organismes fixes comme les bivalves doivent finir par s'adapter, du point de vue physiologique, aux conditions environnementales. Les permutations de ces trois critères mettant en cause les facteurs externes, en plus des potentiels déterminés génétiquement et de la forte influence exercée par l'état physiologique existant, se traduisent par une grande variété de réactions à des conditions semblables.

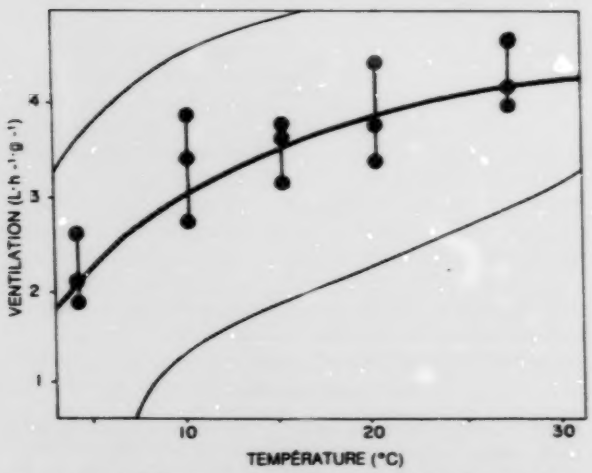

FIG. 2 Taux ordinaires et courbe de régression calculée de la ventilation en fonction de la température chez l'huître *C. gigas* : chaque point représente la moyenne déterminée toutes les 4 h chez trois individus et la partie pointillée montre la probabilité à 90 % de la variation individuelle.

Les estimations des taux métaboliques des bivalves dans les ouvrages en librairie sont souvent basés sur la consommation d'oxygène bien qu'il soit plus significatif d'utiliser la ventilation. La consommation d'oxygène est le produit de nombreuses activités y compris la croissance somatique, la production de gamètes, la formation d'une coquille, l'accumulation ou la mobilisation de réserves et la taille corporelle. La respiration tissulaire des poïkilothermes est étroitement reliée à la température, mais l'organisme complet peut être nettement indépendant ou subir des variations cycliques quotidiennes (Mane et Talikhedkar 1976). Le fait que les processus anaérobies sont actifs même en présence d'oxygène constitue une autre complication (Livingstone 1978; Widdows *et al.* 1979a) et il n'existe aucune relation simple entre le niveau d'oxygène ambiant et le métabolisme anaérobie. Pour *M. edulis*, pour toutes les pressions partielles d'oxygène retrouvées dans l'environnement, les métabolismes aérobie et anaérobie contribuent au métabolisme énergétique total (Famme *et al.* 1981). La ventilation varie moins et, comme elle représente aussi l'équivalent de l'activité de broutage, elle peut fournir une meilleure estimation de la transformation de l'énergie. Dans la présente étude, nous avons examiné simultanément la ventilation et la consommation d'oxygène mais avons basé notre interprétation surtout sur le premier. Nous considérons la consommation d'oxygène comme l'intégrateur global de l'activité métabolique.

La ventilation excède considérablement les besoins en oxygène même dans les cas d'une faible efficacité d'absorption (Van Dam 1954) et selon Verduin (1969), il est probablement faux de dire qu'elle est contrôlée directement par le besoin en oxygène (Hamwi et Haskin 1969). Dans son étude de la relation, Van Winkle (1975) n'a pas réussi à élaborer une conclusion claire. Le fait que, chez *M. edulis*, la ventilation décroît alors que l'absorption d'oxygène augmente en présence d'une concentration réduite d'oxygène (Bayne 1971b) porte fortement à croire que le taux de ventilation chez les bivalves n'est pas relié directement à la respiration. La rareté relative des particules alimentaires en suspension, qui peuvent être rapidement épuisées dans une zone très

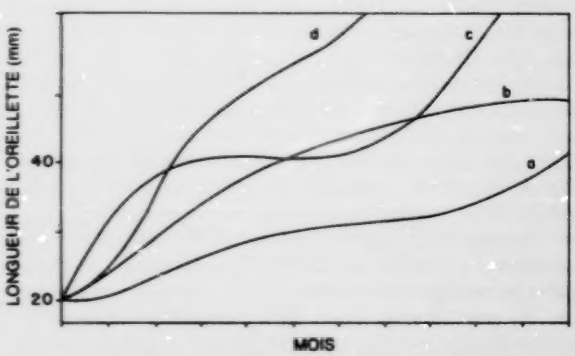

FIG. 3 Croissance en surélévation, à divers endroits, de *Mytilus edulis* : a. Anderson Cove (Colombie-Britannique), variation thermique : 5–20 °C (Heritage, données inédites), b. bassin Bedford (Nouvelle-Écosse), variation thermique : 0–20 °C (Freeman, 1974), c. Linne Mhuirich (Écosse), variation thermique : 2,5–20 °C (Mason, 1969), d. Vigo (Espagne), variation thermique : 10–21 °C (Andrev, 1965).

populeuse en bivalves, stimule une ventilation vigoureuse et prolongée (Ryther 1969). Le compartimentage de l'énergie assimilée entre la ventilation et les autres activités n'a pas été élucidé chez les bivalves et le courant ventilatoire, qui sert pour la respiration et l'absorption de nourriture, complique cette tâche. On peut facilement calculer la puissance théorique nécessaire pour pomper un volume donné d'eau, au moyen de la configuration palléale, de la vitesse de l'eau et de la valeur de Reynold, et cette puissance s'élève à moins de 1 % du bilan énergétique total. Toutefois, la ventilation utilise probablement une bien plus grande quantité d'énergie car le déplacement de l'eau par les cils n'est pas efficace chez les gros spécimens. Ce fait est appuyé par la baisse correspondante de la consommation d'oxygène et les faibles niveaux de ventilation pendant le TMB et son augmentation soudaine quand le pompage recommence. Les fluctuations à court terme de la ventilation sont accompagnées de grandes variations de la respiration, ce qui témoigne aussi d'une relation cause à effet directe. Les essais visant à établir l'énergie consommée pour la ventilation en additionnant les taux endogènes de consommation d'oxygène des tissus individuels n'ont pas réussi car la respiration de ces derniers est supérieure à celle de tout l'organisme (Kerkuk etr Laverack 1957; Giese 1969). La dépense énergétique pour la ventilation et l'absorption de nourriture par pompage ciliaire de l'eau peut constituer un important facteur limitatif de la taille des bivalves; le fait que les plus gros bivalves (Tridacnidae) obtiennent une grande partie de leurs aliments des zooxanthelles symbiotiques est significatif.

Taille

De nombreux ouvrages établissent une corrélation négative entre la taille et les taux métaboliques chez les invertébrés, y compris les mollusques bivalves (Bayne *et al.* 1976a; Banse 1979). On ne sait pas si cette réduction est simplement un phénomène hydromécanique basé sur une taille optimale et la configuration de la cavité palléale et des parties ciliées, sur une étendue proportionnellement réduite des branchies, ou si elle est due en partie aux gradients élevés de diffusion à travers des tissus qui se dilatent (Famme et Kofoed 1980). L'âge peut aussi avoir une influence importante se traduisant par une baisse du métabolisme général des tissus (Hopkins 1930), y compris une diminution de l'activité ciliaire (Schlieper *et al.* 1958). Les taux de ventilation et de consommation d'oxygène chez plusieurs *M. edulis* et *P. staminea* gérontiques étaient substantiellement moins élevés que ceux d'individus de même taille mais plus jeunes (fig. 4). Le poids corporel a une incidence tellement prononcée sur le métabolisme qu'il n'est pas possible de faire une comparaison significative entre les individus sans correction en fonction de la taille. Chez *M. edulis*, les petits individus peuvent mieux supporter des températures élevées que les gros (Bayne *et al.* 1975) et cette tolérance différentielle peut entraîner des problèmes supplémentaires. Les différences entre les larves et les juvéniles n'ont pas été étudiées, mais des variations peuvent être présentes au stade larvaire car le substrat respiratoire passe des lipides aux hydrates de carbone (Holland et Hannant 1974).

L'incidence de la taille sur la physiologie est complexe et reflète probablement plus qu'un besoin variable basé sur des contraintes mécaniques ou qu'une demande modifiée par suite du cycle physiologique. Ainsi, en état d'hypoxie, les petits spécimens de *M. eduiis* sont plus indépendants que les gros par rapport à la saturation en oxygène (Famme 1980), quand on les surveille pendant une ventilation artificielle. Dans des conditions plus normales, c'est la situation contraire qui se produit (Bayne 1971a). Les estimations que nous avons obtenues au cours de la présente étude (tableau 2) concordent aux estimations de la consommation d'oxygène retrouvées dans les ouvrages publiés (Bayne *et al.* 1976a). La plupart se classent parmi les valeurs acceptées (de 0,70 à 0,80) pour les poïkilothermes (Von Bertalanffy 1957). Toutefois, il existe des valeurs négatives et très peu élevées (Zeuthen 1953; Hughes 1970). Les exposants du poids pour la ventilation sont généralement plus élevés que ceux calculés pour divers mytilidés (Bayne *et al.* 1976a) mais peuvent traduire l'omission des petits individus. La période d'acclimatation thermique peut aussi avoir une incidence importante sur le rendement (Kennedy et Mihursky 1972; Dye 1979). Nos valeurs portent à croire que la consommation d'oxygène et la ventilation sont proportionnelles à la superficie corporelle et non au poids.

Nos exposants du poids pour la consommation d'oxygène sont uniformément supérieurs à ceux qui s'appliquent à la ventilation, comme l'a aussi noté Vahl (1973a, c). Par conséquence, une partie croissante du bilan énergétique est nécessaire pour satisfaire les besoins du métabolisme, ce qui se traduit par une baisse de l'efficacité de croissance (Jorgensen 1976a; Rodhouse 1978). Cela peut être observé chez la plupart des bivalves, lesquels grossissent peu ou pas après avoir atteint une certaine taille. Même quand on tient compte de la production de gamètes, une partie importante et croissante de l'énergie sert à des activités qui ne mènent pas à la production du soma ou du germen. La ventilation constitue probablement la principale trappe de cette énergie car, plus l'organisme est gros, moins le pompage de l'eau est efficace.

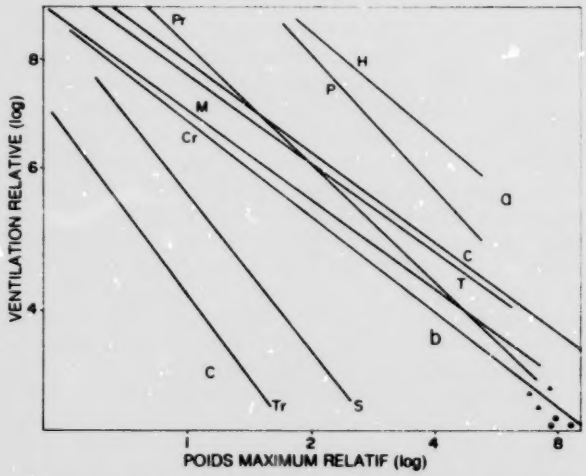

FIG. 4 Courbes de régression de la ventilation en fonction de la taille, calculées à partir des observations faites à une température de 15 °C et à une salinité variant de 25 à 30 ‰, a. Ventilation élevée, baisse rapide, b. Ventilation moyenne, baisse faible, c. Ventilation faible, baisse rapide (C = *C. nuttalli*, Cr = *C. gigas*, H = *H. giganteus*, M = *M. edulis*, P = *P. caurinus*, Pr = *P. staminea*, S = *S. giganteus*, T = *T. philippinarum*, Tr = *T. capax*, ▲ = *Mytilus edulis* gérontique, ● = *Protothaca staminea* gérontique).

Il existe moins de variation dans l'estimation du coefficient du poids que dans la constante, fait aussi constaté chez les poissons (Paloheimo et Dickie 1966). On ne comprend pas la portée de cette découverte, mais il se peut que la constante varie beaucoup tant selon la réponse phénotypique aux conditions environnementales que selon l'état interne, lequel est surtout modifié par le cycle gonadique. D'autre part, l'exposant du poids est un indice de fonction en étroit rapport avec l'hydraulique de la ventilation. Quoique les pentes et les angles des courbes de régression de la ventilation et de la consommation d'oxygène pour les diverses espèces diffèrent de façon significative, il n'est pas possible de comparer le rendement d'espèces de différentes tailles car un *M. edulis* de 2 g représente un gros animal mature tandis qu'un *T. capax* de taille semblable est un juvénile. L'utilisation du poids corporel normalisé (SO_2, QV_2) se traduit simplement par une gradation du taux fonctionnel. Afin de comparer les espèces à peu près au même point sur les courbes de croissance sans tenir compte de la taille, on peut exprimer les poids comme un pourcentage du poids maximum moyen de la population. De même, les variations des niveaux d'activité peuvent être formulées en tant que pourcentage de l'activité des plus petits individus. Les données ainsi classifiées se répartissent en trois groupes distincts (fig. 4). Les pétoncles *H. giganteus* et *P. caurinus* constituent la classe à ventilation élevée et à rendement en baisse rapide (fig. 4a). Il se peut que ce soit à cause du manteau ouvert des pectinidés et de la grande branchie filibranche, incapable de résister à des différences de pression marquées. Des variations défavorables de la superficie proportionnelle de la lame branchiale se produisent en fonction d'une augmentation de la taille (Vahl 1973b) et les filaments qui s'allongent deviennent plus sujets au déplacement à moins que la ventilation et, par conséquent, la pression différentielle, diminuent. Les myes *S. giganteus* et *T. capax* présentent une baisse parallèle mais un niveau de ventilation en général moins élevé (fig. 4c). Les taux de ventilation relativement faibles et leur baisse soudaine sont peut-être attribuables à un courant turbide dans le sinus palléal fermé et à une perte par frottement dans les longs siphons. On croyait que le pétoncle possédait des taux métaboliques proportionnellement supérieurs aux bivalves sédentaires (Spärck 1936), mais des études ultérieures ont prouvé que sa consommation d'oxygène était semblable à celles des autres bivalves (Van Dam 1954; McLusky 1973). Toutefois, la nage peut faire augmenter par 2,4 fois la respiration (MacKay et Shumway 1980). La plupart des espèces étudiées se classent dans un groupe intermédiaire (fig. 4b) caractérisé par des taux relativement élevés de ventilation qui diminuent graduellement selon la taille. Ces myes sont généralement plus petites que les membres des groupes a et c et les siphons sont très courts ou absents. On peut formuler l'hypothèse que la séparation verticale des trois groupes résulte de la taille à maturité, les grosses espèces accusant une ventilation progressivement décroissante.

Les courbes de régression de l'absorption d'oxygène ont des coefficients de poids plus élevés que ceux des courbes de ventilation (tableau 1) du fait que ces premières traduisent le métabolisme total et non seulement l'énergie consommée pour la ventilation. Parce que celle-ci est probablement le principal utilisateur de l'oxygène, les courbes relatives à l'oxygène peuvent faire l'objet du même groupement que celles de la ventilation (fig. 4); il est peut-être donc pratique d'examiner la relation logarithmique entre la consommation d'oxygène et la ventilation, ou la consommation totale d'oxygène pour chaque litre d'eau ventilé (fig. 5). Les analyses de la covariance de cette relation démontrent des différences significatives, mais deux groupements généraux sont évidents. Cinq espèces présentent une utilisation élevée d'oxygène par rapport à la ventilation, laquelle augmente rapidement en fonction de la taille (fig. 5a). Les pétoncles, soit les espèces à long siphon et une espèce à court siphon, font partie de ce groupe où leur présence peut traduire le fait que les observations ont été effectuées à la partie supérieure de leur variation thermique fonctionnelle. Par contre, *T. capax* et *S. giganteus* peuvent avoir besoin de dépenses énergétiques plus élevées par litre d'eau ventilé afin de compenser les pertes par frottement entraînées par les longs siphons. Les espèces sans siphon et à court siphon constituent le groupe à faible pente (fig. 5b), où une augmentation de la taille ne résulte pas en une hausse importante de la consommation d'oxygène par litre ventilé. L'anatomie de *P. staminea* et de *T. philippinarum*, surtout pour ce qui est de la longueur et du diamètre du siphon, est semblable; l'affectation de ces espèces aux groupes à quotient faible ou élevé n'est pas entièrement commandé par l'anatomie. Les différences absolues à tous les poids, abstraction faite de la taille à maturité, portent à croire que l'utilisation de l'oxygène est une expression complexe comprenant des composantes génétiques. On peut formuler l'hypothèse que les avantages conférés par de longs siphons, lesquels permettent l'invasion de la partie profonde de l'habitat endofaunal, sont gagnés aux dépens d'une efficacité réduite de la ventilation. La position des courbes de régression (fig. 5) peut être l'expression d'une économie, car elles traduisent les capacités de production observées sous des conditions naturelles. Les espèces composant le groupe b grossissent généralement plus vite que celles du groupe a.

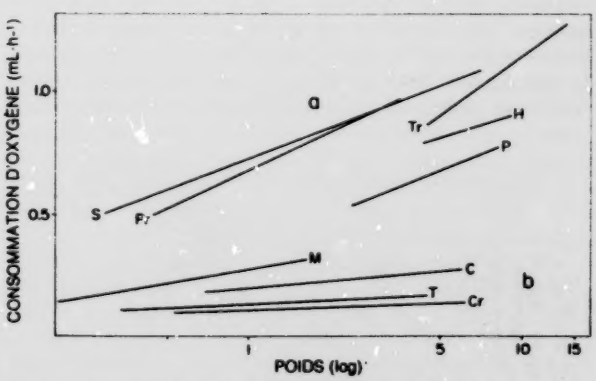

FIG. 5 Courbes de régression de la consommation totale d'oxygène pendant la ventilation de 1 L d'eau en fonction du poids, calculées à partir d'observations faites à une température de 15 °C et à une salinité de 20 ‰, a. Consommation élevée d'oxygène, augmentation rapide par rapport au poids, b. Consommation faible d'oxygène, faible incidence du poids (mêmes abréviations qu'à la fig. 4).

Température

La température est le principal facteur externe qui influe sur les taux métaboliques des poïkilothermes et son rôle a beaucoup été étudié chez les bivalves (Jorgensen 1966). Le comportement de l'organisme entier résulte des réactions des divers tissus, dont la sensibilité thermique peut varier d'une façon marquée (Percy et Aldrich 1971). La tolérance thermique détermine les limites de température à l'intérieur desquelles la survie est possible (Gunter 1957). Au cours de son étude sur les limites inférieures, Kanwisher (1955) a découvert que les bivalves peuplant la zone boréale intertidale survivent à une exposition de plusieurs jours à –15 °C, mais ils meurent quand gèle une grande partie de l'eau présente dans les tissus (Murphy et Pierce 1975). Quoiqu'un certain nombre de mortalités saisonnières dispersées ait été imputé à une température hivernale exceptionnellement basse (Fraser 1921; Blegvad 1929), de telles conditions rigoureuses surviennent rarement dans la région étudiée. Une température élevée constitue un facteur plus létal, car de nombreux invertébrés succombent à des températures juste au-dessus du maximum normal (Kinné 1963). Il existe beaucoup de cas documentés de mortalité, surtout chez des organismes infratidaux exposés à des eaux chaudes (Dickie et Medcof 1963). Le stress causé par une température élevée ne se manifeste pas toujours immédiatement : les bivalves peuvent résister à des températures estivales très élevées pour ensuite mourir l'hiver suivant (Cronin 1968).

Il se peut qu'il n'y ait aucune ventilation ou consommation d'oxygène quantifiable à une basse température (Thompson et Bayne 1972), ce qui équivaut à un coma induit par le froid (Southward 1958). Ce seuil thermique inférieur ne varie pas de façon significative chez les diverses espèces (fig. 6) et ne semble pas être altéré par l'état nutritionnel. Cette caractéristique dépend probablement de la génétique mais il semble y avoir des variations individuelles. Les régimes thermiques de la région néritique des parties méridionales du Pacifique nord-est sont tels que le seuil thermique inférieur ne semble pas constituer un facteur important pour la survie. Les températures de l'eau sont toujours plus élevées que le seuil, sauf dans le cas de l'épifaune intertidale qui peut être exposée à des températures atmosphériques beaucoup plus froides. Il n'existe aucun obstacle thermique à la colonisation des eaux profondes par les bivalves, mais seulement quelques espèces dont *Hiatella arctica* L. vivent

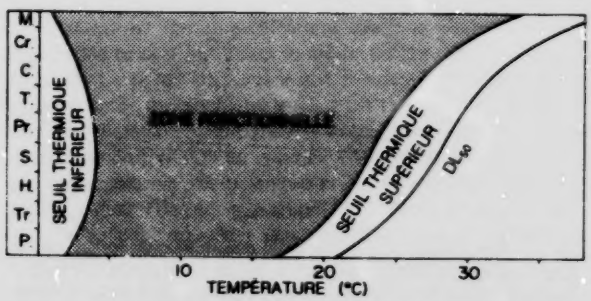

FIG. 6 Tolérances thermiques et mortalité médiane (°C), à un taux métabolique de routine à diverses températures, chez neuf espèces de bivalves (salinité = 29–30 ‰), (mêmes abréviations qu'à la fig. 4).

entre la zone intertidale et 850 m. Ce sont donc des facteurs écologiques autres que le seuil thermique inférieur qui déterminent les régimes de zonation verticale. Il est plus commun que les différences entre les seuils supérieurs soient faibles et que la dispersion latitudinale soit réalisée par suite d'un ajustement bathymétrique. De cette façon, la température est maintenue dans les limites de tolérance comme le démontrent les individus qui, dans les eaux septentrionales peu profondes, colonisent les profondeurs de partie méridionale de leur aire de répartition.

La gamme de températures à l'intérieur de laquelle l'organisme maintient sa fonction physiologique à un niveau apparemment normal constitue la zone fonctionnelle, quoique à long terme, les activités des suspensivores peuvent être extrêmement déséquilibrées et les fonctions internes, dont la gamétogénèse, réprimées. On s'attend à ce que l'étendue de la zone fonctionnelle en tant qu'indice de la capacité de tolérer des variations thermiques soit plus élevée chez les organismes intertidaux qu'infratidaux, et chez ceux qui possèdent de grands écarts latitudinaux et bathymétriques que chez ceux dont la répartition est plus restreinte.

Même s'il s'agit d'un caractère génétique, le seuil supérieur est influencé par l'état nutritionnel, la zonation (Williams 1970) et la taille et il varie selon la saison (Newell et Pye 1970a; Bayne *et al.* 1977). Chez les espèces très dispersées, il peut exister une variabilité génétique (Prosser 1955) des extrêmes environnementaux tolérés (Vernberg 1962), et les races physiologiques qui en résultent peuvent constituer un important mécanisme préliminaire menant à la spéciation (Mayr 1963; Jackson 1974). Des bivalves aussi variés que *Tridacna maxima* et *Mytilus edulis* manifestent des niveaux élevés de polymorphisme génétique des taux métaboliques (Ayala *et al.* 1973; Levington et Koehn 1976) et la plupart des groupes étudiés accusent une variabilité physiologique. La permanence de ces variations peut dépendre des variations spatiales de la fréquence des allèles, en fonction des différences géographiques des régimes physiques (Milkman et Beaty 1970), ou d'un renversement des tendances latitudinales du génotype coïncidant avec un changement de la fréquence allélique (O'Gower et Nicol 1968). Le rendement physiologique résulte de l'interaction entre la variation génétique et un environnement variable qui modifie la capacité d'adaptation d'un phénotype donné. Les réactions de l'organisme visent l'équilibre; elles doivent donc être élaborées dans le cadre de situations dynamiques. L'hétérogénéité physiologique constitue aussi un système visant à « répartir le risque » (Reddingius et den Boer 1970) dans un habitat imprévisible; ainsi, les espèces dont la sensibilité varie selon les facteurs environnementaux sont, dans une certaine mesure, adaptées d'avance au changement. Selon Kauffman (1970, 1972, 1977), divers mollusques marins du crétacé ont disparu selon des taux élevés pendant les périodes de retrait des mers. Durant de tels phénomènes, les organismes se trouvaient aux prises avec un nombre décroissant de niches, une compétition biologique élevée et des environnements rendus instables par une turbidité accrue, une température moyenne à la baisse et un caractère saisonnier plus marqué.

La répartition des bivalves en fonction de la température est difficile à interpréter parce que la majorité des eaux tempérées peu profondes de la zone boréale et les espèces intertidales sont adaptées aux courtes saisons de croissance et

le recrutement est d'ordinaire irrégulier. Certaines années, les gamètes ne seront pas libérées ou souvent le développement planctonique n'atteint pas le stade de la métamorphose. La longévité des bivalves (Comfort 1964) et le fait que les adultes des espèces infaunales ne font pas l'objet d'une prédation marquée les prédisposent à un style de vie où le recrutement est sporadique, la croissance somatique, temporairement limitée, et l'activité physiologique, maintenue à des niveaux généralement faibles.

Les bivalves que nous avons étudiés varient, selon leurs zones fonctionnelles (fig. 6), des formes eurythermiques aux formes oligothermiques vivant en eau profonde. Comme attendu, *M. edulis* et *C. gigas* possèdent les plus grandes zones fonctionnelles, couvrant envrion 24 °C. La limite supérieure exacte, comme il en a été discuté ci-dessus, peut varier; chez *M. edulis*, Read et Cumming (1967) et Wallis (1975) la fixent à 27 °C et à 28,2 °C respectivement mais, selon Pearce (1969), l'attachement du byssus et le déplacement sont anormaux au-dessus de 24 °C. La répartition cosmopolite de cette espèce en eaux froides est principalement due à son eurythermicité prononcée, mais son seuil thermique supérieur l'a empêchée de coloniser la zone tropicale et c'est pourquoi sa répartition coïncide avec l'isotherme de 26,7 °C (Wells et Gray 1960). L'huître *C. gigas* est tout aussi eurytherme, mais préfère des eaux un peu plus chaudes. Elle ne fréquente pas les régions d'eaux froides où prospèrent les individus métamorphosés, parce qu'elle a besoin de températures élevées pour la reproduction et la métamorphose (Quayle 1969); par ailleurs, son seuil thermique supérieur l'empêche de peupler les zones tropicales adjacentes. Le pétoncle *P. caurinus*, qui vit en eaux profondes, possède la plus petite zone fonctionnelle : au-dessus de 16 °C, son comportement devient irrégulier. Cette espèce ne supporte surtout pas des conditions défavorables car elles stimulent le battement vigoureux des oreillettes et la nage, ce qui exténue rapidement l'individu.

Les limites de la zone fonctionnelle sont fixées par la génétique, mais des déplacements importants des optimums thermiques, provenant de facteurs internes tels que l'alimentation et la gamétogénèse et de facteurs externes, surtout la température, entraînent des taux de ventilation et de consommation d'oxygène différents sous des régimes identiques. Des individus nourris réagissent à un TMR, qui est une fonction de la température. Un taux élevé d'activité se produit pendant le TMA, mais le processus homéostatique d'acclimatation réduit éventuellement le taux aigu. Le manque de nourriture entraîne le TMB qui conserve l'énergie et est caractérisé par une activité physiologique réduite et un TMA sensiblement plus faible. Le pétoncle *P. caurinus* constitue l'exception : chez lui, les rapports entre la ventilation et la consommation d'oxygène, d'une part, et la température, d'autre part, sont plus élevés au TMB qu'au TMR et aucun processus d'acclimatation n'est évident. Cet organisme est adapté à un environnement thermique presque stable et n'a pas développé de mécanisme pour réduire son effort en réponse à un manque de nourriture. En comparaison, *H. giganteus*, un congénère vivant en eau peu profonde, manifeste de faibles taux fonctionnels au TMB. C'est à l'aide d'indices Q_{10} qu'on peut le mieux comparer la relation entre le taux de ventilation et la température chez les diverses espèces. Le Q_{10} moyen entre 10 et 20 °C s'élève respectivement à 3,12 ± 1,09 ET et à 1,88 ± 0,27 ET pendant le TMB et le TMR. Les niveaux d'activité très faibles et instables à l'extrémité inférieure de la zone fonctionnelle pendant le TMB entraîne un Q_{10} et des écarts-types élevés, tandis que l'acclimatation réduit le Q_{10} et le rend plus uniforme, ce qui révèle une certaine indépendance thermique. Le taux réduit d'activité pendant le TMB est important pour les suspensivores qui habitent les eaux peu profondes des zones tempérées et boréales où une température aqueuse élevée est souvent associée à une production primaire saisonnière accrue et à une abondance de particules nutritives en suspension. Une baisse de la ventilation est nécessaire pour prévenir la surcharge et le colmatage possible de l'appareil palléal. Inversement, la ventilation doit augmenter pendant les périodes de basses températures afin de permettre la capture d'une quantité suffisante d'aliments, rares à ce moment. Dans la région étudiée, la température et l'abondance de nourriture peuvent convenir pendant la plus grande partie de l'année, mais la croissance somatique et la gamétogénèse de tous les bivalves n'occupent qu'une fraction du cycle annuel, ce qui dénote que les niveaux d'activité sont équilibrés seulement d'une façon partielle.

Les taux de ventilation et de consommation d'oxygène changent avec une variation de la température. Au début, ce changement est aigu (Kinné 1970) et est caractérisé par une surréaction nommée le TMA. Cette surréaction peut ne pas être évidente chez tous les poïkilothermes (Grainger 1958; Newell et Northcroft 1967), mais se retrouve chez les bivalves que nous avons étudiés. Ces niveaux d'activité de courte durée qui coïncident avec des augmentations de la température et de la quantité de nourriture peuvent constituer, plutôt que des symptômes typiques du stress, un mécanisme efficace permettant l'exploitation d'un environnement variable. Quoique l'ampleur de la réaction dépend de l'état physiologique interne, elle est invariablement plus élevée pour une hausse que pour une baisse de la température. Le TMA provoqué par une hausse de 5 °C pendant le TMB entraîne un Q_{10} moyen entre 10 et 20 °C égal à 1,74 ± 0,36 ET, comparé à un Q_{10} de 1,42 ± 0,12 ET pendant le TMR. En apparence, ces indices contredisent l'opinion acceptée selon laquelle la sensibilité thermique des bivalves est réduite pendant le TMB, mais de fait les taux absolus de ventilation et de consommation d'oxygène sont moins élevés pendant le TMB. Ce fait peut être facilement exprimé par le *potentiel d'activité* moyen qui, pour la ventilation, s'élève à 0,87 ± 0,37 ET pendant le TMB et à 1,46 ± 0,38 ET pendant le TMR. Cet indice constitue une mesure utile du potentiel de réaction à une température et une quantité de nourriture variables; en outre, sa valeur est plus élevée quand le bivalve se nourrit activement (fig. 7 et 8).

La *proportion d'activité*, obtenue par division au lieu de par soustraction comme c'est le cas pour le potentiel d'activité, constitue un meilleur indice pour la comparaison d'organismes possédant des taux de ventilation différents. Cet indice est en général plus élevé à la partie inférieure de la zone d'activité et détermine deux groupes principaux. Le plus important comprend les bivalves qui possèdent une proportion supérieure à partir du TMB tandis que, dans l'autre catégorie, la proportion est plus élevée pendant le TMR et est une fonction de la sensibilité thermique. Le *potentiel de croissance*, un autre indice, représente l'énergie disponible pour la croissance et la gamétogénèse, après le contentement des besoins énergétiques pour le métabolisme

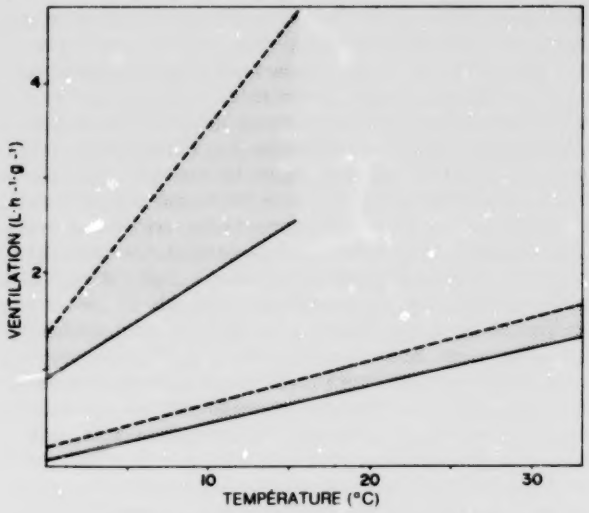

FIG. 7 Courbes de régression calculées pour la ventilation basale (*ligne continue*) et aiguë (*ligne brisée*), par suite d'une augmentation de 5 °C chez *Mytilus edulis* (*en bas*) et *Patinopecten caurinus* (*en haut*); les parties ombrées représentent le potentiel d'activité.

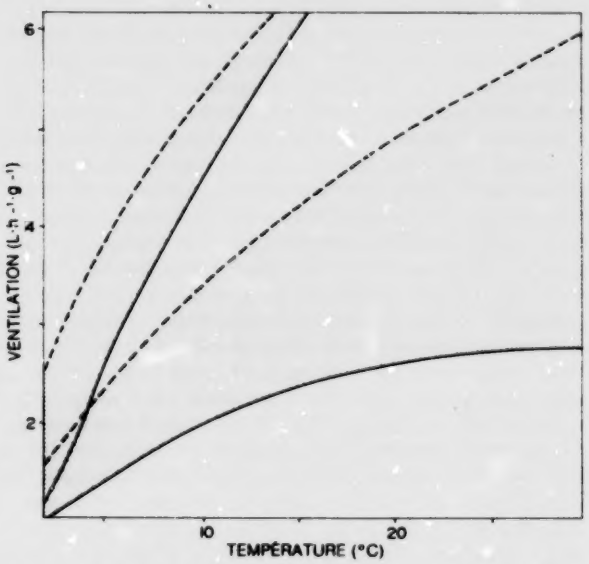

FIG. 8 Courbes de régression calculées pour la ventilation ordinaire (*ligne continue*) et aiguë (*ligne brisée*), par suite d'une augmentation de 5 °C chez *Mytilus edulis* (*en bas*) et *Patinopecten caurinus* (*en haut*); les parties ombrées représentent le potentiel d'activité.

d'entretien et d'activité. C'est un indice intégrant utile quand on étudie le stress causé par diverses combinaisons de plusieurs facteurs physiques et chimiques. Par exemple, le potentiel de croissance diminue chez les moules gardées au-dessus de 20 °C (Bayne *et al.* 1973) et l'on obtient un meilleur taux de croissance de *T. philippinarum* à 12 °C qu'à des températures supérieures (Mann et Glomb 1978; Mann 1979). Toutefois, l'indice n'est utile qu'au moment de comparer les effets sur une population connue et ne peut servir à l'interprétation de l'amélioration chez une population précédemment soumise à un stress.

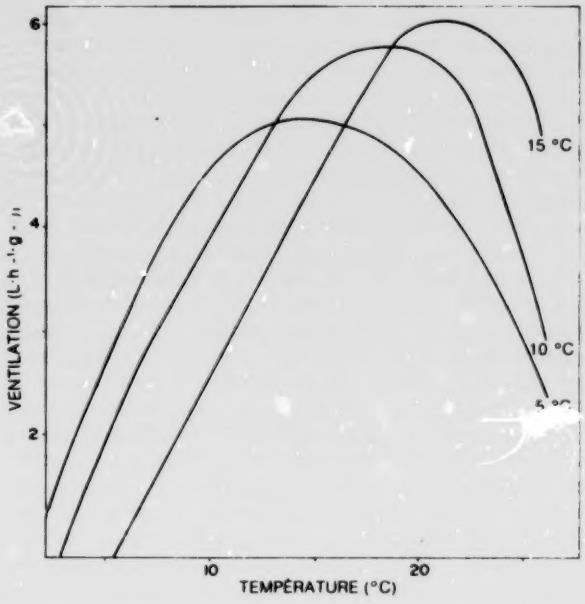

FIG. 9 Relations entre la température d'acclimatation et la ventilation aiguë chez *Mytilus edulis*.

L'acclimatation est un mécanisme homéostatique visant le maintien du rendement physiologique en fonction de la température et de la quantité de nourriture, ce qui confère à l'organisme une certaine indépendance thermique. Les divers tissus de bivalves possèdent un potentiel d'acclimatation propre (Bass 1977) mais, chez l'organisme global, ce potentiel est bien développé chez les individus peuplant la zone littorale (Newell 1970) mais très peu chez ceux de la zone infratidale (Ansell et Sivadas 1973), lesquels sont naturellement moins soumis à des gradients thermiques importants et variables. Le déplacement de l'optimum thermal vers la valeur dominante constitue le principal résultat de l'acclimatation thermique; ce déplacement modifie de ce fait les taux d'activité en relation inverse avec la température (fig. 9).

Selon le système de classification de l'acclimatation élaboré par Precht (1958), les bivalves examinés au cours de la présente étude se classent dans le Type 3 car l'acclimatation n'est que partielle. Celle-ci varie de presque complète chez *M. edulis* et *C. gigas* à faible chez *P. caurinus*, même après plus de 30 j d'exposition. Le système de Precht, qui ne couvre qu'un faible écart et qu'une seule température d'acclimatation, a été amélioré par Prosser (1958) afin que les animaux acclimatés au froid et à la chaleur puissent être étudiés en fonction d'un grand écart de température. Les espèces que nous avons examinées appartiennent au Type 4, ce qui nécessite la translation et la rotation des courbes du taux en fonction de la température. Aucun des systèmes n'est satisfaisant pour exprimer le potentiel d'acclimatation qui varie pendant le cycle vital annuel. Le Q_{10} de la ventilation entre 10 et 20 °C constitue un meilleur indice. Sauf pour *P. caurinus*, le Q_{10} moyen pour les espèces s'élève à 2,13 ±

0,39 ET pendant le TMB et à 1,40 ± 0,13 ET pendant le TMR. Cette dernière valeur traduit une diminution de la dispersion des taux d'activité entre les deux extrémités de la zone fonctionnelle, par suite de l'homéostase d'acclimatation.

Le changement entre le taux fonctionnel aigu transitoire, immédiatement après une variation de la température, et le régime constant, après une exposition continue, s'effectue lentement. Il faut à *M. edulis* de 7 à 30 j (Newell et Pye 1970b; Bayne 1971a; Widdows et Bayne 1971) tandis que le pétoncle infratidal *Chlamys opercularis* Gmelin a besoin d'au moins 35 j (McLusky 1973). L'acclimatation la plus complète et rapide se produit dans la partie centrale de la zone fonctionnnelle alors qu'elle sera partielle ou absente dans les extrêmes thermiques (Flügel et Schlieper 1962; Bayne *et al.* 1977). Elle n'a lieu qu'à l'intérieur d'un écart étroit et des variations rapides supérieures à 5 °C, peuvent supprimer ou grandement ralentir le processus (Widdows 1973). Comme les individus habitant la partie inférieure de la zone intertidale ou les spécimens submergés en permanence ne subissent pas des variations thermiques aussi rapides que ceux de la partie supérieure de la zone intertidale, on peut s'attendre à ce qu'ils s'acclimatent plus lentement. C'est ce qui se produit chez *C. gigas* si l'on compare les individus recueillis sur la plage à ceux qui vivent dans les bancs adjacents, à 2 m de profondeur. Le taux aigu initial de consommation d'oxygène est moins élevé chez le premier groupe et la courbe d'acclimatation est abrupte (fig. 10), ce qui dénote une sensibilité thermique réduite et une capacité homéostatique accrue.

Il est évident que le temps nécessaire à l'acclimatation influe sur la capacité de coloniser les régions soumises à de fréquentes variations thermiques. Un arrêt de l'activité et la fermeture des oreillettes permettent de résister aux variations thermiques de courte durée et généralement prononcées. Des conditions à plus long terme entraînent une acclimatation, laquelle peut n'être que partielle pour maintenir une relation avantageuse entre le captage et la dépense d'énergie à l'intérieur de la zone fonctionnelle. De fait, l'acclimatation constitue un mécanisme d'entraînement, rapprochant les fonctions des conditions, comme Widdows (1976) l'a démontré chez *M. edulis*. La compensation pour une température réduite est un phénomène différent des importantes adaptations métaboliques au froid, manifestées par les espèces polaires. On a formulé l'hypothèse que ces adaptations traduisent un métabolisme basal élevé qui produit proportionnellement moins d'énergie pour la croissance somatique et la gamétogénèse (Dunbar 1968). Il est toutefois plus probable que ce soit le fait d'une diminution nette de la captation totale d'énergie (Clarke 1980). Les relations thermiques des bivalves sont complexes et sensibles à de nombreux facteurs internes et externes, mais des tendances manifestes sont évidentes quand on considère les différentes capacités d'acclimatation et la position des extrémités de l'écart thermique, deux entités qui se reflètent dans l'habitat et la répartition générale, qu'elle soit zonale ou latitudinale.

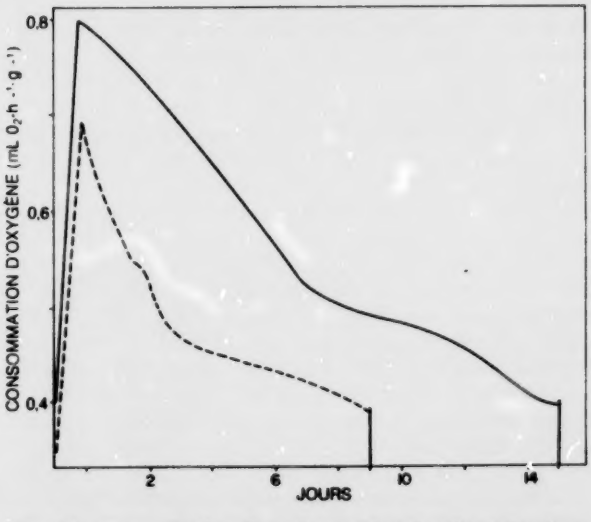

FIG. 10 Consommation d'oxygène pendant l'acclimatation thermique, par suite d'une augmentation de 10 à 15 °C chez *Crassostrea gigas* vivant dans la zone intertidale (*ligne brisée*) et infratidale (*ligne continue*).

Salinité

La salinité moyenne constitue un important facteur qui contrôle la répartition de la communauté, mais ses fluctuations ont aussi une grande incidence. La majorité des invertébrés marins sont sensibles aux changements de salinité et leur répercussion sur le métabolisme a fait l'objet de beaucoup d'étude (Kinné 1964a, b; Remane et Schlieper 1971), surtout chez la moule *M. edulis* où les relations ont été examinées en détail (Bayne *et al.* 1976). Nous n'avons trouvé aucune incidence relative à la taille (poids) au cours de la présente étude mais des rapports contradictoires mentionnent que les juvéniles sont plus (Fox 1941) ou moins (Salik 1978) sensibles que les adultes. Cette sensibilité à la salinité semble dépendre de la détection des changements de concentration de plusieurs ions plutôt que des variations de la pression osmotique (Akberali et Davenport 1982). Chez *M. edulis*, la sensibilité provient de détecteurs qui se trouvent sur les tentacules du siphon inhalant (Davenport 1981) tandis que, chez la mye infaunale *Scrobicularia plana* (daCosta), la détection a lieu à un niveau plus profond (Akberali et Davenport 1982).

Apparemment, les bivalves sont incapables de réaliser une régulation anisosmotique (Schoffeniels et Gilles 1972) mais des régulateurs isosmotiques intracellulaires sont probablement présents (Florkin 1962). La fermeture des oreillettes constitue la réaction initiale à un changement abrupt de la salinité (Pierce 1971; Gilles 1972). Elles peuvent rester fermées plusieurs jours jusqu'à ce que les conditions s'améliorent ou que l'organisme meurt. L'occlusion protège des conditions peu souhaitables et élimine la nécessité d'ajustement à des périodes temporaires de salinité insupportable. Ce comportement adaptatif peut être important; ainsi, il permet à *M. edulis* de coloniser les zones estuariennes touchées par l'eau douce pendant une partie du cycle de marée (Milne 1940). Ce réflexe est présent chez toutes les espèces étudiées sauf le pétoncle *P. caurinus* qui, en présence d'une salinité réduite, fait vigoureusement claquer ses oreillettes, ce qui a tôt fait de l'épuiser et expose les tissus aux conditions défavorables.

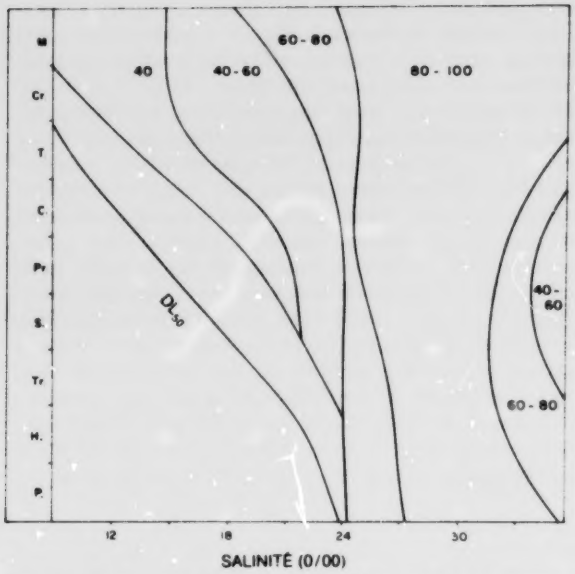

FIG. 11 Diagramme sommaire du pourcentage de rétablissement de la ventilation pendant l'acclimatation à des changements de salinité (mêmes abréviations qu'à la fig. 4).

En présence de changements de la salinité à l'intérieur de la zone fonctionnelle, il y a bientôt reprise d'une ventilation et d'une consommation d'oxygène réduites intermittentes (Lagerspetz et Sirkka 1959), que Bayne (1973) appelle le taux initial de choc. La rapidité de la réaction et sa constante interspécifique sont probablement attribuables à l'interférence directe avec l'activité des cils lamellaires (Van Winkle 1972) car les données sur l'organisme entier se rapprochent des valeurs déterminées pour les tissus individuels de bivalves (Vernberg *et al.* 1963). Cette réponse est suivie d'une acclimatation graduelle sur une longue période (Newkirk *et al.* 1977; Newkirk 1978). Le schème d'acclimatation, au contraire de la réaction initiale, est nettement spécifique et probablement déterminé par la génétique quoique l'historique d'acclimatation ait une incidence. Chez les neuf espèces étudiées, le processus d'acclimatation est lent et la compensation limitée mais, sauf dans les cas de grandes variations de la salinité (>20 ‰), il reste assez de fonctions pour soutenir l'organisme pendant l'acclimatation, laquelle peut durer plusieurs semaines voire des mois. Dans le cas exceptionnel de *P. caurinus*, aucun mécanisme compensatoire n'est évident. La consommation d'oxygène des tissus lamellaires isolés demeure presque constante entre 5 et 30 ‰ chez *Crassostrea* et *Mytilus*, mais elle est plus sensible chez *Mercenaria* et *Modiolus* (Van Winkle 1968). Toutefois, les tolérances de la salinité varient selon la saison (Castagna et Chanley 1973) et les différences que nous avons observées dépendent peut-être des stades du cycle vital plutôt que de variations phénotypiques. La figure 11 présente le nombre de jours nécessaires à l'acclimatation partielle de la ventilation de chaque espèce.

Oxygène

La tension d'oxygène environnemental a une incidence directe sur la physiologie des bivalves, surtout sur le rythme cardiaque (Bayne 1971b; Brand et Roberts 1973), mais les bivalves tolèrent en général assez bien des périodes d'anoxie (Maloeuf 1937; Lent 1968). Hammen (1976) les appelle euryoxiques. Une saturation trop élevée peut réduire la survie de divers invertébrés aquatiques (Fox et Taylor 1955). Toutefois, sauf pour ce qui est des estuaires et des zones intertidales, les niveaux d'oxygène ne sont généralement pas limitatifs dans les régions étudiées. Dans les zones intertidales anoxiques, il peut y avoir respiration de l'air pendant les périodes d'exposition (Kuenzler 1961; Boyden 1972). Dans leur étude de la relation entre la disponibilité et l'absorption d'oxygène, Van Winkle et Mangum (1975) ont tenté de classer les bivalves en tant que régulateurs ou que conformistes. De nombreux bivalves s'adaptent partiellement à une réduction d'oxygène en augmentant l'efficacité de l'absorption, habituellement en même temps que diminue le taux de ventilation (Van Dam 1954). Aucun bivalve ne semble se classer complètement dans la catégorie des régulateurs ou dans celles des conformistes, mais la réaction varie selon la condition physiologique. Ainsi, il peut être conformiste pendant le jeûne (Bayne 1971a) et régulateur pendant l'alimentation (Bayne *et al.* 1976b). Il est aussi possible que la taille ait une incidence importante (Bayne 1971a).

Chez les neuf espèces étudiées, la réponse à une tension d'oxygène réduite a été une ventilation réduite et une efficacité accrue de l'absorption d'oxygène. Au TMB, la valeur du coefficient B_2 de l'équation quadratique est basse (3,0) quand on la compare à la valeur au TMR (8,6), ce qui porte à croire à une conformité plus élevée en période de TMB. Le coefficient B_2 peut aussi constituer un critère décrivant les différences interspécifiques de la tolérance par rapport à des niveaux réduits d'oxygène. Il existe une corrélation négative prononcée entre B_1 et B_2 comme le mentionnent Van Winkle et Mangum (1975). Chez un organisme régulateur dont la respiration est indépendante de la concentration ambiante, $B_0 = 0$ et $B_1, B_2 = 0$ tandis que chez un organisme complètement conformiste, $B_0 = 0, B_1 = 0$ et $B_2 = 0$ (Hammen 1976). La signification biologique des courbes présentées au tableau 10 n'est pas évidente sauf que le point de régulation varie selon l'espèce. Rien ne dénote une acclimatation à la tension d'oxygène à l'extérieur de l'écart de tolérance spécifique, mais Bayne (1975) mentionne que *M. edulis* compense pendant plusieurs jours pour les variations de PO_2.

Hiestand et Stemler (1952) ont tenté d'établir une base phylogénétique de la réaction à l'hypoxie, mais il existe peu de preuve qu'elle ait une importance biologique (Prosser et Brown 1961). Ce sont probablement de simples contraintes mécaniques qui déterminent si l'oxygène arrive aux tissus surtout par diffusion directe ou par les fluides corporels. Cela entraîne un groupement phylogénétique qui traduit une structure commune (Van Winkle et Mangum 1975). Les coefficients linéaires et quadratiques moyens déterminés pour les bivalves étudiés au TMB et au TMR (tableau 10) sont présentés à la figure 12 et sont comparés à ceux des autres taxa. Il a été établi que l'état nutritionnel a une incidence marquée sur la relation entre la PO_2 et l'absorption chez les échinodermes (Lane et Lawrence 1979). Des différences significatives semblables dans les relations existent chez les neuf espèces de bivalves étudiées. Les valeurs déterminées pour les individus à jeun (TMB) varient plus que celles des individus nourris (TMR), ce qui porte à croire que les premières traduisent une condition fixée génétiquement pendant

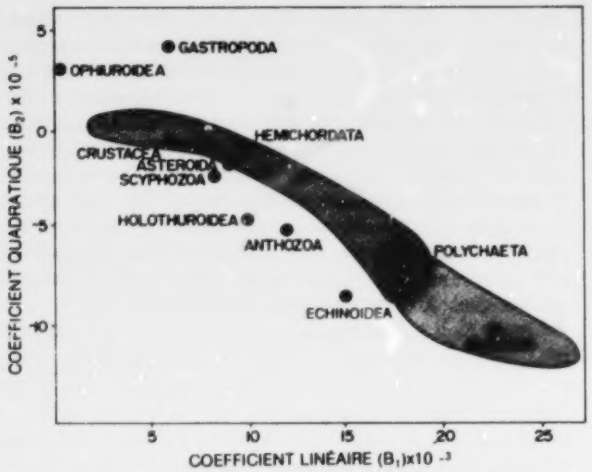

FIG. 12 Coefficients linéaire moyen (B_1) et quadratique (B_2) du modèle de régression polynomiale du 2e degré décrivant l'absorption d'oxygène par rapport à la PO_2, à des taux métaboliques de base (*hachures verticales*) et de routine (*hachures horizontales*); ces coefficients sont comparés à 11 classes d'invertébrés aquatiques (selon Van Winkle et Mangum 1975).

que les secondes sont dues à l'effet d'entraînement de l'absorption de particules. Les valeurs calculées présentées ici correspondent en général à celles mentionnées pour 11 classes d'invertébrés aquatiques par Van Winkle et Mangum (1975).

Particules

Le terme « suspensivore », traduction du *suspension feeder* de Hunt (1925), est préférable à « filtreur » (*filter feeder*) car ce dernier suppose la rétention de particules trop grosses pour traverser un tamis mécanique (Jorgensen 1966). Or, il est reconnu que de minuscules particules peuvent aussi être retenues efficacement et que les cirri latérofrontaux peuvent constituer le mécanisme de capture (Hughes 1975). Toutefois, les espèces dont les cirri sont courts ou absents peuvent également capturer de minuscules organismes (Vahl 1973b; Jorgensen 1976b). La structure, la physiologie et le comportement de la plupart des bivalves ont été grandement modifiés pour l'exploitation des particules en suspension. Une absorption importante est habituellement nécessaire car la quantité de bioéléments peut être faible. Dans la baie Departure, elle varie de 2 % (hiver) à 23 % (été) en poids sec; la quantité de particules filtrées par les bivalves est donc élevée. Cette filtration chez les bivalves joue un rôle important de transfert en écologie car elle regroupe les petites particules en suspension pour les mettre à la disposition des détrivores benthiques.

Les bivalves suspensivores sont sensibles aux changements sur les plans de la quantité et du type de particules présentes dans le volume d'eau filtré. Quoique les relations ne soient pas claires et que les données publiées soient contradictoires, il est probable que les matières en suspension constituent, après la température et la salinité, le principal facteur externe qui influe sur le taux de ventilation et, par conséquent, sur toute la relation trophique/énergétique. Des récepteurs chimiosensibles et tactiles sont en cause car les réactions varient selon le type de particules et il semble exister une augmentation importante de l'efficacité d'absorption d'oxygène en fonction d'un accroissement de la concentration de particules (Widdows *et al.* 1979b), en plus d'une sensibilité marquée aux substances organiques dissoutes et aux exsudats des algues (Nelson 1960; Ali 1970).

Les bivalves à jeun accroissent leur ventilation et leur consommation d'oxygène immédiatement après l'apport de nourriture (Thompson et Bayne 1972; Widdows 1973). Cette ventilation élevée est reliée directement à une action ciliaire accrue (Bernard, données inédites), mais le taux de consommation d'oxygène traduit aussi l'accélération métabolique générale au moment de l'alimentation, accélération observée chez la plupart des poïkilothermes. L'accroissement de l'activité est déclenché par une *concentration minimale de particules* (Thompson et Bayne 1972). Chez les neuf espèces étudiées, nous n'avons découvert aucune différence significative dans la concentration minimale de particules de $0{,}05 \pm 0{,}02\ mg \cdot L^{-1}$ (poids sec) quand nous avons utilisé des suspensions de plancton naturel. Cette valeur minimale dépend du poids de la ration et non du nombre absolu de particules.

Les données publiées portent à croire qu'en présence d'une ration très limitée, l'activité est en corrélation avec la disponibilité de nourriture jusqu'à ce que soit atteinte une asymptote et qu'alors le rendement reste presque constant par rapport à une grande variation de concentrations de particules (Thompson et Bayne 1974), quoiqu'il puisse exister une faible baisse du taux de ventilation (Hildreth et Mallet 1980). Quand nous avons utilisé la sonde à thermistor chauffé pour suivre la ventilation, les espèces étudiées ne semblaient pas être sensibles à la concentration de particules, une fois dépassé le minimum. Ce seuil inférieur semble constituer un interrupteur plutôt qu'un mécanisme de contrôle progressif. Une conclusion contraire est probablement attribuable à la rétention minime de particules immédiatement après le premier contact, ce que Nelson (1960) appelle la phase de décalage (*lag-phase*) de la lamelle qui n'est pas prête à capturer des particules. Parce que le rapport entre la consommation d'oxygène et la ventilation reste constant pendant la phase de rétention partielle, il est probable que le passage par la phase de décalage comprend simplement des ajustements mécaniques de la lamelle et des cirri.

À des concentrations de particules supérieures au minimum, les taux de ventilation demeurent presque constants par rapport à une grande variation probablement déterminée par le génotype. Une turbidité excessive réprime la ventilation (Yonge 1926; Davids 1964; Thompson et Bayne 1974) jusqu'au point où elle devient irrégulière et le comportement, anormal, stade que nous appellerons *concentration maximale de particules*. La valeur de cette dernière varie selon l'espèce (fig. 13) mais s'étend dans les limites de l'écart annuel moyen normal pour les eaux superficielles du détroit de Géorgie (Stephens 1966). Nous n'avons découvert aucune corrélation claire entre la taille corporelle et la capacité de manutention de charges en suspension, ce qui contredit l'énoncé selon lequel les grosses moules tolèrent mieux la turbidité que les petites (Widdows *et al.* 1979b). L'extrême turbidité maximale supportée par l'huître *C. gigas* constitue probablement un facteur dans son adaptation aux conditions

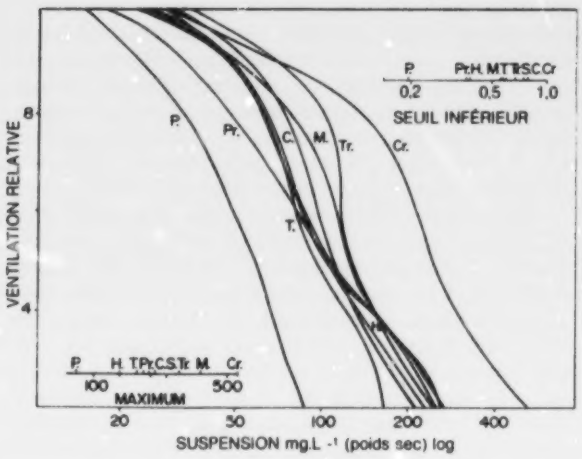

FIG. 13 Incidence des particules en suspension sur la ventilation chez neuf espèces de bivalves acclimatés à 14 °C et à 29 ‰; la concentration maximale de particules et le seuil inférieur sont insérés en cartouche (mêmes abréviations qu'à la fig. 4).

estuariennes, surtout attribuable à la formation d'une ouverture auxiliaire dans la cavité suprabranchiale (cavité promyale). Il est possible qu'une surabondance de particules en suspension puisse activement améliorer le rendement du genre *Crassostrea*, car les espèces membres continuent de fonctionner dans de l'eau contenant des concentrations très élevées de matières en suspension.

La proportion de particules retenues puis rejetées avec les pseudofèces augmente rapidement en fonction de la turbidité. Le mucus nécessaire, sécrété et perdu, peut entraîner une perte nette d'énergie en présence de concentrations très élevées de nourriture (F.R. Bernard, données inédites). L'équilibre énergétique favorise également une concentration faible de particules quand l'efficacité d'assimilation décroissante en fonction de la ration ingérée est prise en considération (Thompson et Bayne 1974). La simple augmentation du stock exploitable de plancton n'améliore pas les taux de croissance du pétoncle de baie (Kirby-Smith et Barber 1974). En résumé, la croissance somatique des bivalves suspensivores n'est pas en corrélation directe avec la quantité de nourriture disponible.

Au-dessus du seuil minimum, il se peut que ce soit le nombre et non la quantité totale de particules en suspension qui influe sur le taux de ventilation. Il semble que les niveaux d'activité de quelques espèces de bivalves soient en corrélation avec le nombre de particules (Winter 1969, 1973). Ces données s'expliquent peut-être en partie par la phase de décalage susmentionnée, nécessaire à un ajustement pour la capture des particules, ou par une réponse différentielle en fonction de la taille des particules ou des caractéristiques physiques. Le fait que les contenus stomacaux diffèrent qualitativement du plancton surjacent forme la base de l'hypothèse de la sélectivité des particules. Or, les comparaisons se font toujours entre les contenus stomacaux et le plancton échantillonné à l'aide de filets dans la colonne d'eau adjacente à l'habitat. Dans de telles conditions, il se produit de grandes variations mais, si l'on échantillonne la zone près du substrat où s'est faite la ventilation, la ration ingérée se compare à la population en suspension sauf pour une part importante correspondant aux particules inorganiques plus pesantes. Moore *et al.* (1912) furent les premiers à énoncer le concept de l'incidence de l'hétérogénéité spatiale dans la répartition quantitative du plancton sur l'alimentation des suspensivores. La population précise des particules offertes aux organismes benthiques, appelée hyperbenthos, (Beyer 1958), est peut-être le fait de phénomènes hydrologiques de courants au-dessus du substrat ou de la migration de matières benthiques dans la colonne d'eau, par suite de turbulences. Cet aspect négligé de l'écologie nutritionnelle pourrait changer radicalement de nombreuses idées sur les relations énergétiques de la communauté benthique.

Une importante base de l'hypothèse du triage vient de l'observation (Loosanoff 1949) selon laquelle l'huître *C. virginica*, quand on lui donne un mélange de bactéries sulfurées pourpres (*Chromatium* sp.). et d'algues unicellulaires, produit des pseudofèces composées surtout de bactéries et des fèces presque sans bactéries. Bernard (1972) a répété ces expériences et a conclu que les bactéries et les algues étaient ingérées au même degré, mais que les bactéries étaient rapidement digérées. Chez les bivalves étudiés, rien ne prouve qu'un tri s'effectue sur la lamelle ou les palpes labiales, mais une grande partie des particules inorganiques sont détournées et rejetées avec les pseudofèces (Hughes 1969). Selon Bernard (1974), les particules de gravité spécifique élevée ne sont pas retenues par la lamelle, mais se sédimentent sur la surface du manteau. Ainsi, le tri effectué par les bivalves est en grande partie un phénomène gravimétrique. Rubenstein et Koehl (1977) en sont arrivés à des conclusions semblables.

Il n'a pas été possible de déceler un choix actif selon la taille des particules après la période initiale d'ajustement, en analysant la répartition de la taille des particules avant et après leur passage dans le mollusque, à l'aide de l'indice d'électivité de Jacobs (Jacobs 1974) qui compare la proportion de particules retenues à la proportion disponible d'une certaine catégorie de tailles. Cela appuie l'affirmation (Möhlenberg et Riisgård 1978) selon laquelle les bivalves n'ajustent pas leur efficacité de rétention en réponse aux facteurs environnementaux. Toutefois, des observations à long terme ont révélé des variations qui dénotent probablement le tonus de la musculature de la lamelle, quoiqu'un changement de la vitesse du flot aqueux qui passe à travers la lame branchiale aura aussi une incidence sur la taille des particules retenues (Rubenstein et Koehl 1977). Les changements dans la sélectivité des particules chez *C. gigas* (fig. 14) au cours du cycle annuel, s'apparentent étroitement à ceux qu'on a attribués à *M. edulis* (Bayne *et al.* 1977).

Nous n'avons décelé aucun changement dans le choix de la taille des particules en fonction de la température, ni aucune différence significative entre la rétention des particules par *C. gigas* et *P. staminea* nourris de plancton naturel de $<4\mu m$ de diamètre de la rétention par les groupes témoins alimentés de plancton non filtré, constitué en grande partie de particules de >15 µm de diamètre.

La présente étude n'a pas révélé une capacité de modification du choix de particules, mais elle a mis en lumière des différences spécifiques marquées entre les plus petites particules retenues (Möhlenberg et Riisgård 1978), et chaque espèce a accusé une inflexion sensiblement distincte de la courbe d'indice d'électivité (fig. 15). Ces différences peu-

vent être dues à la morphologie de la lamelle, quoique les types dont les lames branchiales sont « ouvertes » (filibranches) comme *M. edulis* et les pétoncles ont retenu les plus petites particules aussi efficacement que les eulamellibranches. La distance entre les cirri lamellaires est peut-être importante, mais les espèces dont les cirri sont courts ou absents filtrent efficacement les petites particules. Il est probable que les différences individuelles suivent simplement le cycle saisonnier décrit pour *C. gigas* et *M. edulis* et ne dénotent pas un compartimentage des ressources chez les suspensivores.

La rétention relative des plus petites particules est faible chez toutes les espèces (fig. 15), comme l'on déjà décrit les ouvrages sur le sujet (Haven et Morales-Alamo 1970; Vahl 1973a, b). Il est impossible d'évaluer les particules dont le diamètre est $<1{,}5$ à 2,0 µm à cause de la production de particules par le bivalve. Cela peut entraîner une augmentation de la population des plus petites particules dans l'eau après le passage à travers le manteau (Vahl 1972; Jorgensen 1975), augmentation due soit à une séparation des plus grosses masses ou à la suspension des déchets (Hildreth 1980).

Une asymptote apparaît en fonction d'une augmentation de la taille des particules, après quoi l'efficacité n'augmente qu'en présence de très grosses particules. Cela dénote probablement une limite mécanique de la lamelle car les particules trop grosses pour passer entre les espaces interfilamentaux ou ostia seront nécessairement retenues. Il est évident que de nombreux processus mécaniques et physiques agissent simultanément au cours de la rétention des particules. Toute la gamme des tailles des populations de particules disponibles doit être considérée quand on veut interpréter la signification de la rétention différentielle des particules de différentes tailles. Quoique les petites particules sont difficilement retenues, leur abondance plus élevée peut leur conférer, comme source de nourriture, un rôle plus important que les plus grosses particules qui, même si elles sont plus facilement retenues, sont plus rares.

Une discussion sur l'absorption de suspensions naturelles par les bivalves doit aussi couvrir l'incidence des substances dissoutes connexes. Il est reconnu que les matières chimiques inorganiques dissoutes (Aiello 1960, 1962) ainsi que les matières chimiques organiques (Collier *et al.* 1950, 1953) influent sur le métabolisme. La consommation d'oxygène augmente chez *M. edulis* et *Mya arenaria* avec l'apport de 200 mg/L de glucose (Koller 1930). Toutefois, la réaction aux protéines, aux lipides et aux hydrates de carbone dissous semble faible ou absente chez les bivavles (Butler et Wilson 1959); par contre, une autre étude a démontré que l'assimilation directe des composés organiques dissous par l'huître *C. virginica* (Gmelin) répondrait pour jusqu'à 16 % du métabolisme net (Ferguson 1982). Ces données contradictoires viennent peut-être de la présence ou de l'absence de particules pendant les déterminations de l'absorption. Chez les individus au TMB en eau salée filtrée, une concentration de glucose jusqu'à 250 mg/L n'a eu aucune incidence décelable sur le captage d'oxygène ou sur la ventilation. Au contraire, au TMR pendant une alimentation active, des apports de 15 mg/L de glucose ont amplifié les taux de respiration et de ventilation. Quoique les lamelles (Anderson et Bedford 1973) et le manteau (Steward et Dean 1978) absorbent les matières organiques dissoutes, l'obstruction de la bouche empêche une absorption substantielle du glucose (Yonge 1928; Koller 1930). L'absorption a donc lieu dans le tube alimentaire par l'intermédiaire du mucus et non à travers l'épithélium externe. On peut conclure que les matières organiques dissoutes ne constituent pas une importante source d'énergie pour les bivalves et il est probable que leur importance dans les chaînes alimentaires marines est généralement faible (Khailov et Finenko 1970).

Effets combinés

L'étude de l'incidence du changement d'un seul facteur environnemental constitue une des premières étapes pour la

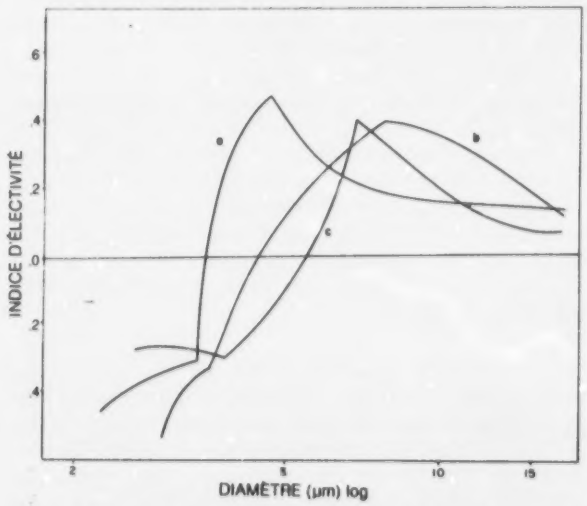

FIG. 14 Électivité de la rétention des particules d'après leur taille, en mars (a), juillet (b) et novembre (c), chez *Crassostrea gigas*.

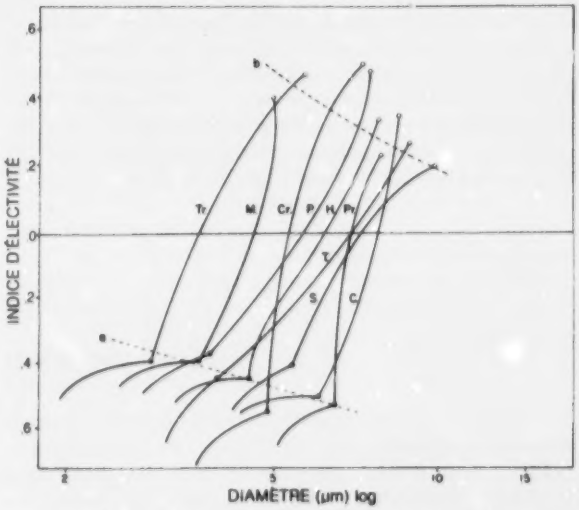

FIG. 15 Électivité de la rétention des particules d'après leur taille chez neuf espèces de bivalves, a. diamètre minimum des particules, b. choix maximum des particules (mêmes abréviations qu'à la fig. 4).

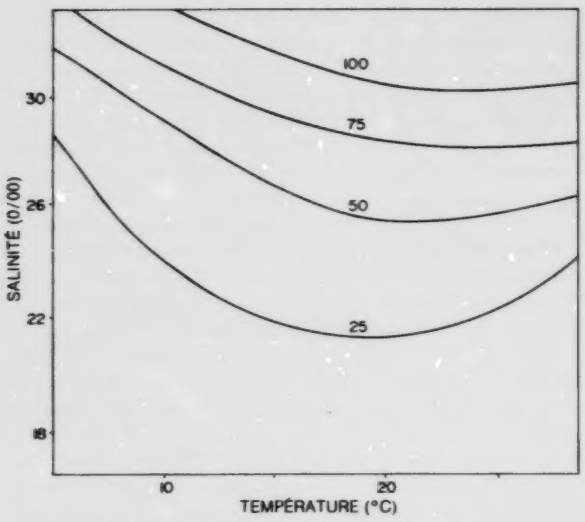

FIG. 16 Surface de réaction calculée pour la consommation d'oxygène en pourcentage chez *Crassostrea gigas*, par rapport à la température et à la salinité.

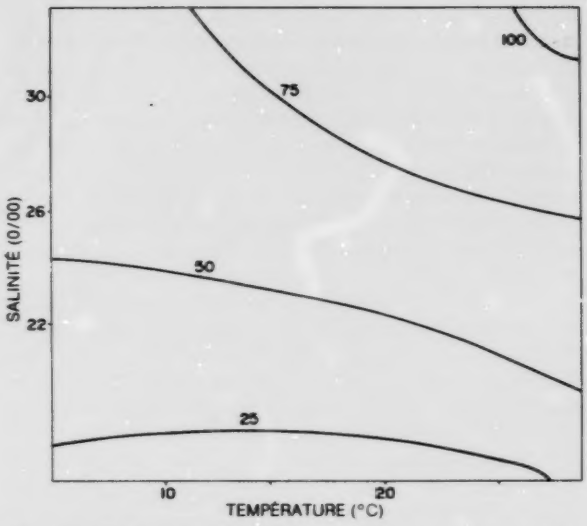

FIG. 17 Surface de réaction calculée pour la consommation d'oxygène en pourcentage chez *Saxidomus giganteus*, par rapport à la température et à la salinité.

compréhension des réponses physiologiques d'un organisme, mais les implications d'une réponse univariable ont peu d'importance écologique. La capacité fonctionnelle est la somme de nombreux facteurs souvent opposés agissant ensemble (Alderdice 1972). Les données présentées ici et dans les ouvrages sur le sujet indiquent que la température est le déterminant majeur du taux physiologique des bivalves peuplant les zones intertidale et néritique. La salinité vient en deuxième place. De nombreux rapports portent sur leur incidence individuelle, mais l'effet combiné de la température et de la salinité n'a été étudié qu'au cours du développement larvaire (Brenko et Calabrese 1969).

En ce qui concerne la réponse physiologique au niveau des tissus, on s'attend en théroie à ce que, quand la salinité diminue, les organismes marins consomment plus d'oxygène à cause du travail accru qu'exige le maintien de l'équilibre osmotique. C'est le cas mentionné par Dehnel (1960) pour une espèce de crabe commun chez qui l'absorption d'oxygène est plus élevée à de basses salinité et température; cependant, chez une espèce apparentée, c'est le contraire qui se produit. Chez les bivalves, la réaction est plus complexe quand il y a ventilation, activité également sensible à la salinité. Comme la ventilation utilise la plus grande partie de l'oxygène absorbé, l'incidence combinée de la température et de la salinité est modifiée par les réponses ventilatoires et non seulement par les processus métaboliques. Les relations apparaissent clairement quand on les trace sous forme d'un graphique de la surface de réaction (Lindsey *et al.* 1970).

L'huître *C. gigas* possède un grand écart de tolérance où la température constitue le facteur dominant jusqu'à ce que la salinité soit très faible (fig. 16). La palourde endofaunale *S. giganteus* manifeste une étroite variation de fonction optimale limitée à des salinité et température élevées (fig. 17). Chez cette espèce, la température n'est dominante qu'à une forte salinité. Quand celle-ci est faible, le centre d'activité change et la salinité adopte le rôle dominant. Les résultats présentés pour les deux espèces contrastent directement avec ceux obtenus pour la crevette *Crangon crangon*, laquelle tolère mieux une faible salinité à une température élevée (Broekema 1941). Ils concordent toutefois avec la relation déterminée pour l'hydraire *Cordylophora caspia* (Kinné 1956).

IMPORTANCE POUR LA MARICULTURE

Nous avons tenté de déterminer les conditions environnementales optimales pour les bivalves, au profit des mariculteurs. Nous n'avons pas examiné les besoins particuliers des larves, concentrant plutôt sur les stades utilisés pour les phases d'engraissement en mariculture. Nous avons traité surtout du point de vue écologique les données et les discussions présentées ci-dessus, afin d'expliquer en partie la répartition des diverses espèces et le compromis nécessaire pour l'adaptation aux différents habitats. Ces informations servent aussi à l'identification des espèces potentielles pour la mariculture intensive et au choix d'emplacements d'élevage qui offrent les meilleures chances de succès. La connaissance des réactions physiologiques d'une espèce aux conditions environnementales peut réduire le besoin d'essais pilotes approfondis et expliquer les causes d'un échec et de mortalités inattendus.

TABLEAU 11 Écart et optimum des facteurs environnementaux pour la croissance somatique chez neuf espèces de bivalves.

Espèce	Température °C		Salinité ‰		Suspension $mg \cdot L^{-1}$	
	Optimum	Écart	Optimum	Écart	Optimum	Écart
Clinocardium nuttalli	14	10–17	28	26–31	60	15–200
Crassostrea gigas	17	13–20	24	16–31	120	25–550
Hinnites giganteus	13	10–16	30	28–31	50	10–120
Mytilus edulis	15	11–17	26	18–31	90	10–400
Patinopecten caurinus	12	9–13	31	28–31	35	5–95
Protothaca staminea	15	12–18	27	24–31	60	15–150
Saxidomus giganteus	14	10–17	26	24–31	70	10–140
Tapes philippinarum	16	13–21	28	24–31	55	10–135
Tresus capax	13	11–18	28	26–31	95	15–200

Le tableau 11 résume les estimations de l'optimum et de l'écart pour ce qui est de la salinité et de la concentration de particules en suspension, en plus des estimations semblables des températures qui favorisent la croissance somatique active tout en empêchant la gamétogénèse (F.R. Bernard, données inédites). Il est à noter que les deux espèces possédant la plus grande tolérance aux conditions environnementales, soit *C. gigas* et *M. edulis*, sont exploitées par des industries de mariculture établies depuis longtemps. Leur habitude épithétique est probablement aussi importante car elle permet un étalage tridimensionnel dans la colonne d'eau, et leur fixation par le byssus ou la cimentation à un substrat rend la manipulation facile. Tous ces facteurs qui rendent les deux espèces propices à la culture se sont sans doute développés ensemble en tant qu'adaptations pour exploiter les conditions variables retrouvées en eau peu profonde et dans la zone intertidale.

Du point de vue de la mariculture, les espèces infaunales possèdent un important désavantage. Comme il n'existe aucun mécanisme de fixation chez les adultes, on doit les retenir d'une manière quelconque, à moins de n'envisager un système intermédiaire où la croissance après la grenaison serait laissée à la nature. Dans la plupart des cas, l'absence d'une grande laisse de haute mer adéquate et les pertes importantes dues à la prédation rendent ce type d'opération peu lucrative. Les myes *P. staminea*, *S. giganteus* et *T. philippinarum*, même si elles tolèrent de grandes variations de la température et de la salinité, souffrent de ce désavantage et, sauf pour *T. philippinarum*, qui s'enfouit très peu profondément, elles nécessitent une force de compression sur l'oreillette pour neutraliser la tension d'ouverture du ligament. Cette pression est généralement fournie par le substrat et, quand elle est absente, l'épuisement des muscles adducteurs, qui doivent être constamment contractés pour fermer les oreillettes, entraîne la mort.

Les optimums physiques de *T. capax*, qui vit dans les profondeurs du substrat, et de *C. nuttalli*, qui peuple le substrat peu profond, sont presque pareils, ce qui porte à croire à des stratégies différentes face aux fluctuations environnementales. *C. nuttalli*, dont le siphon est court et dont l'habitat s'étend de la partie mitoyenne à la partie inférieure de la zone intertidale, est soumise à de plus grandes variations de la température et de la salinité que *T. capax*. On retrouve souvent cette première à moitié enfouie et il semble qu'elle peut fonctionner normalement pendant de longues périodes sans être enfouie. *H. giganteus* ne tolère pas de salinité réduite possède un optimum thermique relativement peu élevé et peuple habituellement la zone infratidale mais se retrouve aussi dans la zone intertidale où les eaux superficielles restent froides. Cette espèce fait l'objet d'essais d'élevage surtout en Californie mais le taux de croissance peu élevé en Colombie-Britannique et la coquille massive ne semblent pas la rendre propice à une exploitation commerciale.

L'espèce la plus prometteuse est *P. caurinus* car son habitude épibenthique la rend adaptable à l'élevage en surélévation, soit attachée à des cordes ou contenue dans des bouchots. Par suite du succès obtenu au Japon à l'élevage de *P. yessoensis*, espèce apparentée (Jay 1857), des essais ont été tentés en Colombie-Britannique avec *P. caurinus*, mais cette dernière semble moins tolérante que sa cousine japonaise. Il est peu probable qu'elle puisse être élevée ailleurs qu'en conditions marines et encore, seulement à des emplacements où il existe un important échange aqueux permettant d'éviter les efflorescences de phytoplancton ou l'accumulation de matières organiques d'origine terrestre. Les facteurs physiques environnementaux très précis que nécessitent *P. caurinus* peuvent expliquer sa rareté et sa répartition sporadique en Colombie-Britannique.

REMERCIEMENTS

L'auteur remercie D.B. Quayle, qui l'a initié aux aspects fonctionnels des bivalves, et N. Bourne et d'autres collègues de la Station de biologie du Pacifique, qui ont lu le manuscrit et fourni suggestions et critiques. Merci aussi à Maureen Palmer, qui a soigneusement dactylographié la première ébauche du travail.

Références

AIELLO, E. L. 1960. Factors affecting ciliary activity on the gill of the mussel. *Mytilus edulis*. *Physiol. Zool.* 33: 120–135.

1962. Identification of the cilioexcitary substances present in the gill of the mussel *Mytilus edulis*. *J. Cell. Comp. Physiol.* 60: 17–21.

AKBERALI, H. B. ET J. DAVENPORT. 1982. The detection of salinity changes by the marine bivalve molluscs *Scrobicularia plana* (da Costa) and *Mytilus edulis* L. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 58: 59–71.

ALDERDICE, D. F. 1972. Factor combinations, p. 1659–1722. *In* O. Kinné [ed.] *Marine ecology*. 1(3) xii + 1245–1741.

ALI, R. M. 1970. The influence of suspension density and temperature on the filtration rate of *Hiatella arctica*. *Mar. Biol.* 6: 291–302.

ANDERSON, J. W. ET W. B. BEDFORD. 1973. The physiological responses of the estuarine clam, *Rangia cuneata* (Gray), to salinity. II Uptake of Glycine. *Biol. Bull.* 144: 229–247.

ANDREV, B. 1965. Biologia y parasitologia del mejillon Gallego. *Las Ciencias* 30: 107–118.

ANSELL, A. D. ET P. SIVADAS. 1973. Some effects of temperature and starvation on the bivalve *Donax vittatus* (da Costa) in experimental laboratory populations. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 13: 229–262.

AYALA, F. J., D. HEDGECOCK, G. S. ZUMWALT ET J. W. VALENTINE. 1973. Genetic variation in *Tridacna maxima*, an ecological analog of some unsuccessful evolutionary lineages. *Evol.* 27: 177–191.

BALLENTINE, D. ET J. E. MORTON. 1956. Filtering feeding, and digestion in the lamellibranch *Lasaea rubra*. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 35: 241–274.

BANSE, K. 1979. On weight dependence of net growth efficiency and pecific respiration rates among field populations of invertebrates. *Oecologia* 38:111–126.

BASS, E. L. 1977. Influences of temperature and salinity on oxygen consumption of tissues in the American oyster *(Crassostrea virginica)*. *Comp. Biochem. Physiol.* 58B: 125–130.

BAYNE, B. L. 1971a. Oxygen consumption by three species of lamellibranch molluscs in declining ambient oxygen tension. *Comp. Biochem. Physiol.* 40A: 307–313.

1971b. Ventilation, the heart beat and oxygen uptake by *Mytilus edulis* L. in declining oxygen tension. *Comp. Biochem. Physiol.* 40A: 1065–1085.

1973. The responses of three species of bivalve molluscs to declining oxygen tension and reduced salinity. *Comp. Biochem. Physiol.* 45A: 793–806.

1975. Aspects of physiological condition in *Mytilus edulis* L., with special reference to the effects of oxygen tension and salinity, p. 213–238. *In* H. Barnes [ed.] *Proc. 9th Europ. Biol. Symp.* Aberdeen Univ. Press, Aberdeen. 760 p.

1976 [ed.] Marine Mussels: their ecology and physiology. *Int. Biol. Programme 10*. Cambridge Univ. Press. 506 p.

BAYNE, B. L., R. J. THOMPSON ET J. WIDDOWS. 1973. Some effects of temperature and food on the rate of oxygen consumption by *Mytilus edulis* L. p. 181–193. *In* W. Wieser, [ed.] *Effects of temperature on ectothermic organisms*. Springer-Verlag. 298 p.

1976a. Physiology 1, p. 121–206. *In* B. L. Bayne [ed.] Marine mussels: their ecology and physiology. *Int. Biol. Prog. 10*. Cambridge Univ. Press. 506 p.

BAYNE, B. L., J. WIDDOWS ET R. I. E. NEWELL. 1977. Physiological measurements on estuarine bivalve molluscs in the field, p. 57–67. *In* B. F. Keegan, P.O. Ceidigh, and P. J. S. Boaden [ed.] Biology of benthic organisms. *Proc. 11th Europ. Symp. Mar. Biol. Galway*. Pergamon Press. 630 p.

BAYNE, B. L., J. WIDDOWS ET R. J. THOMPSON. 1976b. Physiological integration, p. 261–291. *In* B. L. Bayne [ed.] Marine Mussels: their ecology and physiology. *Int. Biol. Prog. 10*. Cambridge Univ. Press. 506 p.

BAYNE, B. L., J. WIDDOWS ET C. WORRALL. 1975. Some temperature relationships in the physiology of two ecologically distinct bivalve populations, p. 379–400. *In* F. J. Vernberg, A. Calabrese, F. P. Thunberg, and W. B. Vernberg [ed.] *Physiological responses of marine biota to pollutants*. Academic Press. 462 p.

BERNARD, F.R. 1972. *Nutrition of Crassostrea gigas (Thunberg, 1795): an aspect of estuarine energetics*. Ph.D. Thesis. London Univ. 448 p.

1974. Particle sorting and labial palp function in the Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1795). *Biol. Bull.* 146: 1–10.

1983. Physiological responses of bivalve molluscs to environmental changes. *Can. Data Rep. Fish. Aquat. Sci.* (sous presse)

BLEGVAD, H. 1929. Mortality among marine animals of the littoral region in ice winters. *Rep. Danish Biol. Sta.* 35: 49–62.

BOYDEN, C. R. 1972. The behaviour, survival, and respiration of the cockles *Ceratoderma edule* and *C. glaucum* in air. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 52: 661–680.

BRAND, A. R. ET D. ROBERTS. 1973. The cardiac responses of the scallop *Pecten maximus* L. to respiratory stress. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 13: 29–43.

BRENKO, M. H. ET A. CALABRESE. 1969. The combined effects of salinity and temperature on larvae of the mussel *Mytilus edulis*. *Mar. Biol.* 4: 224–226.

BROEKEMA, M. M. M. 1941. Seasonal movements and the osmotic behaviour of the shrimp *Crangon crangon* L. *Arch. Neerl. Zool.* 6: 1–100.

BROWN, F. A. 1954. Persistent activity rhythms in the oyster. *Am. J. Physiol.* 178: 510–514.

BROWN, F. A., M. F. BENNETT, H. M. WEBB ET C. L. RALPH. 1956. Persistent daily, monthly and 27-day cycles of activity in the oyster and quahog. *J. Exp. Zool.* 131: 235–262.

BUTLER, P. A. ET A. J. WILSON. 1959. Relationship of oyster pumping to the carbohydrate concentration of sea water. *Conf. Natn. Shellfish Assoc.* (1958) 1–3.

CASTAGNA, M. et P. CHANLEY. 1973. Salinity tolerance limits of some species of pelecypods from Virginia. *Malacologia* 12: 47–96.

CLARKE, A. 1980. A reappraisal of the concept of metabolic cold adaptation in polar marine invertebrates. *Biol. J. Linn. Soc.* 14: 77–92.

COLLIER, A., S. M. RAY ET W. MAGNITZKY. 1950. A preliminary note on naturally occurring organic substances in sea water affecting the feeding of oysters. *Science* 111: 151–152.

COLLIER, A., S. M. RAY, A. W. MAGNITZKY ET J. O. BELL. 1953. Effect of dissolved organic substances on oysters. *Fish. Bull. U.S. Fish Wildlife Serv.* 54: 167–185.

COMFORT, A. 1964. *Ageing: the biology of senescence*. Holt, Rinehart, and Winston. 3rd ed. 365 p.

CRONIN, L. E. 1968. The impact of thermal releases along the east coast on shellfish. *Nat. Resour. Inst. Univ. Maryland Chesapeake Biol. Lab.* (68–66) 12 p.

DAVENPORT, J. 1981. The opening response of mussels (*Mytilus edulis*) exposed to rising sea-water concentrations. *J. Mar. Biol. Assoc.* 61: 667–678.

DAVIDS, C. 1964. The influence of suspensions of micro-organisms of different concentrations on the pumping and retention of food by the mussel (*Mytilus edulis* L.) *Netherlands J. Sea Res.* 2: 233–249.

De Wilde, P. A. W. J. 1973. A continuous flow apparatus for long-term recording of oxygen uptake in burrowing invertebrates; with some remarks on the uptake in *Macoma bathica*. *Netherlands J. Sea Res.* 6: 157–162.

Dehnel, P. A. 1960. Effect of temperature and salinity on the oxygen consumption of two intertidal crabs. *Biol. Bull.* 118: 215–249.

Dickie, L. M. et J. C. Medcof. 1963. Causes of mass mortalities of scallops *(Placopecten magellanicus)* in the southwestern Gulf of St. Lawrence. *J. Fish. Res. Board Can.* 20: 451–482.

Dunbar, M. J. 1968. *Ecological development in polar regions*. Prentice Hall. 119 p.

Dye, A. H. 1979. The effect of acute and long term temperature changes on the respiration of two sand-dwelling bivalves. *Comp. Biochem. Physiol.* 63A: 405–409.

Enright, J. T. 1965. The search for rhythmicity in biological time-series. *J. Theor. Biol.* 8: 426–468.

Famme, P. 1980. Oxygen-dependence of the respiration by the mussel *Mytilus edulis* L. as a function of size. *Comp. Biochem. Physiol.* 67A: 171–174.

Famme, P. et L. H. Kofoed. 1980. The ventilatory current and ctenidial function related to oxygen uptake in the declining oxygen tension by the mussel *Mytilus edulis* L. *Comp. Biochem. Physiol.* 66A: 161–171.

Famme, P., J. Knudsen et E. S. Hansen. 1981. The effect of oxygen on the aerobic-anaerobic metabolism of the marine bivalve, *Mytilus edulis* L. *Mar. Biol. Lett.* 2: 345–351.

Ferguson, J. C. 1982. A comparative study of the net metabolic benefits derived from the uptake and release of free amino acids by invertebrates. *Biol. Bull.* 162: 1–17.

Florkin, M. 1962. La régulation isosmotique intracellulaire chez les invertébrés marins euryhalins. *Bull. Acad. Roy. Belgique. Sci.* 48: 687–694.

Flügel, H. et C. Schlieper. 1962. Der Einfluss physikalischer und chemischer Faktoren auf die cilienaktivitat und Pumparte der Miesmuschel *Mytilus edulis* L. *Kiel. Meeresforsch.* 18: 51–66.

Fox, D. L. 1941. Changes in the tissue chloride of the California mussel in response to heterosmotic environments. *Biol. Bull.* 80: 111–129.

Fox, H. M. et A. E. R. Taylor. 1955. The tolerance of oxygen by aquatic invertebrates. *Proc. Roy. Soc. London* 143B: 214–225.

Fraser, C. McLean. 1921. Some apparent effects of severe weather on the marine organisms in the vicinity of Departure Bay, B.C. *Contr. Can. Biol.* 1918–1920: 29–33.

Freeman, K. R. 1974. Growth, mortality, and seasonal cycle of *Mytilus edulis* in two Nova Scotia embayments. *Fish. Mar. Ser. Tech. Rep.* 500: 112 p.

Fry, F. E. J. 1947. Effects of the environment on animal activity. Univ. Toronto *Stud. Biol.* 55: 1–62.

Giese, A. C. 1969. A new approach to the biochemical composition of the mollusc body. *Oceanogr. Mar. Biol. Rev.* 7: 175–229.

Grainger, J. N. R. 1958. First stages in the adaptation of poikilotherms to temperature change, p. 79–91. *In* C. L. Prosser [ed.] Physiological adaptation. *Am. Physiol. Soc.* 185 p.

Gunter, G. 1957. Temperature, p. 159–184. *In* J. W. Hegepeth [ed.] Treatise on marine ecology and paleoecology. *Geol. Soc. Am. Mem.* 67. 1127 p.

Halcrow, K. et C. M. Boyd. 1967. The oxygen consumption and swimming activity of the amphipod *Gammarus oceanicus* at different temperatures. *Comp. Biochem. Physiol.* 23A: 233–242.

Haley, L. E., G. F. Newkirk, D. W. Waugh et R. W. Doyle. 1975. A report on the quantitative genetics of growth and survivorship of the American oyster, *Crassostrea virginica* under laboratory conditions. *10th Europ. Symp. Mar. Biol. Belgium* 1: 221–228.

Hammen, C. S. 1976. Respiratory adaptations: Invertebrates, p. 347–355. *In* M. Wiley [ed.] *Estuarine Processes* 1. Academic Press. 541 p.

Hamwi, A. et H. H. Haslin. 1969. Oxygen consumption and pumping rates in the hard clam *Merceneria mercenaria*: the direct method. *Science* 163: 823–824.

Haven, D. S. et R. Morales-Alamo. 1970. Filtration of particles from suspension by the American oyster *Crassostrea virginica*. *Biol. Bull.* 139: 249–264.

Hiestand, W. A. et F. W. Stemler. 1952. Acquired tolerance of insects to anoxia. *Physiol. Comp. Oecol.* 2: 362–370.

Hildreth, D. I. 1980. Bioseston production by *Mytilus edulis* and its effect in experimental systems. *Mar. Biol.* 55: 309–315.

Hildreth, D.I. et D. J. Crisp. 1976. A corrected formula for calculation of filtration rate of bivalve molluscs in an experimental flowing system. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 56: 111–120.

Hildreth, D.I. et A. Mallet. 1980. The effect of suspension density on the retention of 5 m diatoms by the *Mytilus edulis* gill. *Biol. Bull.* 158: 316–323.

Holland, D. L. et P. J. Hannant. 1974. Biochemical changes during growth of the spat of the oyster, *Ostrea edulis* L. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 54: 1004–1016.

Hopkins, H. S. 1930. Age differences and the respiration of muscle tissue of mollusks. *J. Exp. Zool.* 56: 209–240.

Hughes, R. N. 1969. A study of feeding in *Scrobicularia plana*. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 49: 802–823.

1970. An energy budget for a tidal-flat population of the bivalve *Scrobicularia plana* (Da Costa). *J. Anim. Ecol.* 39: 357–381.

Hughes, T. G. 1975. The sorting of food particles by *Abra* sp. (Bivalvia: Tellinacea). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 20: 137–156.

Hunt, O.D. 1925. The food of the bottom fauna of the Plymouth fishing grounds. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 13: 560–599.

Ivlev, V. S. 1961. *Experimental ecology and the feeding of fishes*. Yale Univ. Press. 302 p.

Jackson, J. B. C. 1974. Biogeographic consequences of eurytopy and stenotopy among marine bivalves and their evolutionary significance. *Am. Nat.* 108: 541–560.

Jacobs, J. 1974. Quantitative measurement of food selection. *Oecologia* 14: 413–417.

Jorgensen, C. B. 1966. *Biology of suspension feeding*. *Int. Monogr. Pure & Applied Sci.* Pergamon Press 27: 357 p.

1975. Comparative physiology of suspension feeding. *Ann. Rev. Physiol.* 37: 57–79.

1976a. Growth efficiencies and factors controlling size in some mytilid bivalves, especially *Mytilus edulis* L.: review and interpretation. *Ophelia* 15: 175–192.

1976b. Comparative studies on the function of gills in suspension feeding bivalves, with special reference to effects of serotonin. *Biol. Bull.* 151: 331–343.

Kanwisher, J. W. 1955. Freezing in intertidal animals. *Biol. Bull.* 109: 56–63.

Kauffman, E. G. 1970. Population systematics, radiometrics, and zonation — a new biostratigraphy. *Proc. N. Am. Paleont. Conf.* (F): 612–666.

1972. Evolutionary rates and patterns of North American Mollusca. *Internat. Geol. Congr. 24th(Sec. 7):* 174–189.

1977. Evolutionary rates and biostratigraphy, p. 109–141. *In* E. G. Kauffman and J. E. Hazel [ed.] *Concepts and methods of biostratigraphy*. Dowden, Hutchinson and Ross. 658 p.

Kennedy, V. S. et J. A. Mihursky. 1972. Effect of temperature on the respiratory metabolism of three Chesapeake Bay bivalves. *Chesapeake Sci.* 13: 1–22.

Kerkut, G. A. et M. S. Laverack. 1957. The respiration of *Helix pomatia*: a balance sheet. *J. Exp. Biol.* 34: 97–105.

KHAILOV, K. M. ET Z. Z. FINENKO. 1970. Organic macromolecular compounds dissolved in sea-water and their inclusion in food chains, p. 16–18. *In* J. H. Steele [ed.] *Marine food chains*. Univ. Calif. Press. 552 p.

KINNÉ, O. 1956. Über den Einfluss des Salzgehaltes und der Temperatur auf Wachstum, Form und Vermehrung bei ben Hydroidpolypen *Cordylophora caspia* (Pallas), Thecata, Clavidae. 1. Mitteilung uber der Einfluss des Salzgehaltes auf Wachstum und Entwicklung mariner, brackischer, und limnischer Organismen. *Zool. Jahrb. Abt. Allg. Zool. Physiol.* 66: 565–638.

1963. The effects of temperature and salinity on marine and brackish water animals. 1. Temperature. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 1A: 301–340.

1964a. Non-genetic adaptation to temperature and salinity. *Helgolander Wiss. Meeresunters.* 9: 433–458.

1964b. The effects of temperature and salinity on marine and brackish water animals. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 2: 281–339.

1970. Temperature — invertebrates, p. 407–514. *In* O. Kinné [ed.] *Marine ecology*. Wiley-Interscience 1: 917 p.

KIRBY-SMITH, W. W. ET R. T. BARBER. 1974. Suspension-feeding aquaculture systems: effects of phytoplankton concentration and temperature on growth of the bay scallop. *Aquaculture* 3: 135–145.

KLEIBER, M. 161. *The fire of life: an introduction to animal energetics*. Wiley. 454 p.

KOLLER, C. 1930. Versuche an marinen Wirbellosen uber die Aufnahme geloster Nahrstoffe. *Z. Vgl. Physiol.* 11: 437–447.

KUENZLER, E. J. 1961. Structure and energy flow of a mussel population in a Georgia salt marsh. *Limnol. Oceanogr.* 6: 191–204.

LAGERSPETZ, K. ET A. SIRKKA. 1959. Versucheuber den Sauerstoffverbranch von *Mytilus edulis* aus dem Brackwasser der finnishen Kuste. *Kiel. Meeresforsch.* 15: 89–96.

LANE, J. M. ET J. M. LAWRENCE. 1979. The effect of size, temperature, oxygen level and nutritional condition on oxygen uptake in the sand dollar, *Mellita quinqueperforata* (Leske). *Biol. Bull.* 157: 275–287.

LENT, C. M. 1968. Air gaping by the ribbed mussel, *Modiolus demissus* (Dillwyn). Effects and adaptive significance. *Biol. Bull.* 134: 60–73.

LEVINGTON, J.S. ET R. K. KOEHN. 1976. Population genetics of mussels, p. 357–384. *In* B. L. Bayne [ed.] Marine Mussels: their ecology and physiology. *Int. Biol. Prog. 10* Cambridge Univ. Press. 506 p.

LINDSEY, J. R., D. F. ALDERDICE ET L. V. PIENAAR. 1970. Analysis of non-linear models — the non-linear reponse surface. *J. Fish. Res. Board Can.* 27: 765–791.

LIVINGSTONE, D. R. 1978. Anaerobic metabolism in the posterior adductor muscle of the common mussel *Mytilus edulis* L. in response to altered oxygen tension and temperature. *Physiol. Zool.* 51: 131–139.

LOOSANOFF, V. L. 1949. On the food selectivity of oysters. *Science* 110: 122.

LOOSANOFF, V. L. ET C. A. NOMEJKO. 1946. Feeding of oysters in relation to tidal stages and to periods of light and darkness. *Biol. Bull.* 90: 244–264.

MACKAY, J. ET S. E. SHUMWAY. 1980. Factors affecting oxygen consumption of the scallop *Chlamys delicatula* (Hutton). *Ophelia* 19: 19–26.

MALOEUF, N. S. K. 1937. Studies on the respiration (and osmoregulation) of animals. 1. Animals without an oxygen transporter in the internal medium. *Z. Vgl. Physiol.* 25: 1–28.

MANE, W. H. ET P. M. TALIKHEDKAR. 1976. Respiration of the wedge clam *Donax cuneatus*. *Indian J. Sci.* 5: 243–246.

MANN, R. 1979. The effect of temperature on growth, physiology, and gametogenesis in the Manila clam *Tapes philippinarum* (Adams and Reeve, 1850). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 38: 121–133.

MANN, R. ET S. J. GLOMB. 1978. The effect of temperature on growth and ammonia excretion of the Manila clam *Tapes japonica*. *Mar. Sci.* 6: 335–339.

MASON, J. 1969. Mussel raft trials succeed in Scotland. *World Fishing* 18: 22–24.

MAYR, E. 1963. *Animal species and evolution*. Harvard Univ. Press. 767 p.

MCCAMMON, H. M. 1965. Filtering currents in brachipods measured with a thermistor flowmeter. *Trans. Ocean. Sci. Eng.* 2: 772–779.

MCLUSKY, D. S. 1973. The effect of temperature on the oxygen consumption and filtration rate of *Chlamys (Aequipecten) opercularis* (L) (Bivalvia). *Ophelia* 10: 141–154.

MILKMAN, R. ET L. D. BEATY. 1970. Large-scale electrophoretic studies of allelic variation in *Mytilus edulis*. *Biol. Bull.* 139: 430 p.

MILNE, A. 1940. Some ecological aspects of the intertidal area of the estuary of the Aberdeenshire Dee. *Trans. R. Soc. Edin.* 60: 107–139.

MÖHLENBERG, F. ET H. V. RIISGÅRD. 1978. Efficiency of particle retention in 13 species of suspension feeding bivalves. *Ophelia* 17: 239–246.

1979. Filtration rate, using a new indirect technique, in 13 species of suspension feeding bivalves. *Mar. Biol.* 54: 143–147.

MORTON, B. 1970. The tidal rhythm and rhythm of feeding and digestion in *Cardium edula*. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 50: 488–512.

MURPHY, D. J. ET S. K. PIERCE. 1975. The physiological basis for changes in the freezing of intertidal molluscs. 1. Response to subfreezing temperatures and the influence of salinity and temperature acclimation. *J. Exp. Zool.* 193: 313–322.

NELSON, T. C. 1960. The feeding mechanism of the oyster. II On the gills and palps of *Ostrea edulis*, *Crassostrea virginica*, and *C. angulata*. *J. Morphol.* 107: 163–191.

NEWELL, R. C. 1966. The effect of temperature on the metabolism of poikilotherms. *Nature* 212: 426–428.

1970. *Biology of intertidal animals*. Logos Press, London. 555 p.

NEWELL, R. C. ET H. R. NORTHCROFT. 1967. A re-interpretation of the effect of temperature on the metabolism of certain marine invertebrates. *J. Zool.* 151: 277–298.

NEWELL, R. C. ET V. I. PYE. 1970a. Seasonal changes in the effect of temperature on the oxygen consumption of the winkle *Littorina Littorea* (l) and the mussel *Mytilus edulis* L. *Comp. Biochem. Physiol.* 34A: 367–383.

1970b. The influence of thermal acclimation on the relation between oxygen consumption and temperature in *Littorina littorea* (L) and *Mytilus edulis* L. *Comp. Biochem. Physiol.* 344A: 385–397.

NERKIRK, G. 1978. Interaction of genotype and salinity in larvae of the oyster *Crassostrea virginica*. *Mar. Biol.* 48: 227–234.

NEWKIRK, G., D. L. WAUGH ET L. E. HALY. 1977. Genetics of larval tolerance to reduced salinities in two populations of oysters, *Crassostrea virginica*. *J. Fish. Res. Board Can.* 34: 384–387.

O'GOWER, A. K. ET P. I. NICOL. 1968. A latitudinal cline of haemoglobins in a bivalve mollusc. *Heredity* 23: 485–492.

PALOHEIMO, J. E. ET L. M. DICKIE. 1966. Food and growth of fishes. II. Effects of food and temperature on the relation between metabolism and body weight. *J. Fish. Res. Board Can.* 23: 869–908.

PAPARO, A. 1973. Innervation of the gill epithelium of the bivalve *Elliptio complanata*. *Comp. Gen. Pharmacol.* 4: 117–126.

PEARCE, J. B. 1969. Thermal addition and the benthos, Cape Cod Canal. *Chesapeake Sci.* 10: 227–233.

PERCY, J. A. ET F. A. ALDRICH. 1971. Metabolic rate independent of temperature in mollusc tissue. *Nature* 231: 393–394.

PIERCE, R. J., R. L. WILEY ET T. E. WISSIG. 1973. Interconversion of units in studies of the respiration of aquatic organisms. *Prog.Fish. Cult.* 35: 207–208.

PIERCE, S. K. 1971. Volume regulation and valve movements by marine mussels. *Comp. Biochem. Physiol.* 39A: 103–117.

PRECHT, H. 1958. Concepts of the temperature adaptations of unchanging reaction systems of cold-blooded animals, p. 50–78. *In* C. L. Prosser [ed.] *Physiological adaptation*. Ronald Press Co. 185 p.

PROSSER, C. L. 1955. Physiological variation in animals. *Biol. Rev.* 30: 229–262.

1958. The nature of physiological adaptation, p. 167–180. *In* C. L. Prosser [ed.] *Physiological adaptation*, Ronald Press Co. 185 p.

PROSSER, C. L. ET F. A. BROWN. 1961. *Comparative animal physiology*. Sanders Co. 688 p.

QUAYLE, D. B. 1964. Distribution of introduced marine Mollusca in British Columbia. *J. Fish. Res. Board Can.* 21: 1155–1181.

1969. Pacific oyster culture in British Columbia. *Bull. Fish. Res. Board Can.* 169: 193 p.

READ, K. R. H. ET K. B. CUMMING. 1967. Thermal tolerance of the bivalve molluscs *Modiolus modiolus*, L., *Mytilus edulis* L., and *Brachidontes demissus* Dillwyn. *Comp. Biochem. Physiol.* 22A: 149–155.

REDDINGIUS, J. ET P. J. DEN BOER. 1970. Simulation experiments illustrating stabilization of animal numbers by spreading risk. *Oecologia* 5: 240–284.

REMANE, A. ET C. SCHLIEPER. 1971. *Biology of brackish water*. Wiley-Interscience. 372 p.

RIISGÅRD, H. V. 1977. On measurements of the filtration rates of suspension feeding bivalves in a flow system. *Ophelia* 16: 167–173.

RODHOUSE, P. G. 1978. Energy transformation by the oyster *Ostrea edulis* L. in a temperate estuary. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 34: 1–22.

RUBENSTEIN, D. I. ET M. A. R. KOEHL. 1977. The mechanisms of filter feeding: some theoretical considerations. *Am. Nat.* 111: 981–994.

RYTHER, J. H. 1969. The potential of the estuary for shellfish production. *Proc. Nat. Shellfish Assoc.* 59: 18–22.

SALIK, K. Y. M. 1978. Salinity tolerance of *Meretrix casta* (Chemnitz). *Bull. Dep. Mar. Sci. Univ. Cochin.* 9: 96–104.

SCHLIEPER, C. ET R. KOWALSKI. 1956. Uber den Einfluss des Mediums auf die thermische und osmotische Resistenz des Keimengewebes der Miesmuschel *Mytilus edulis* L. *Kiel. Meeresforsch.* 12: 37–45.

SCHLIEPER, C., R. KOWALSKI ET P. ERMAN. 1958. Beitrag zur okologischzellphysiologischen Charakterisierung des boealen Lamellibranchier *Modiolus modiolus* L. *Kiel. Meeresforsch.* 14: 3–10.

SCHOFFENIELS, E. ET R. GILLES. 1972. Ionoregulatin and osmoregulation in Mollusca, p. 393–420. *In* M. Florkin and B. T. Scheer [ed.] *Chemical zoology. Mollusca.* Academic Press. 7: 567 p.

SHELDON R. W. ET T. R. PARSONS. 1967. On some applications of the Coulter Counter to marine research. *Fish. Res. Board Can. MS Rep.* 214: 36 p.

SOUTHWARD, A. J. 1958. Note on the temperature tolerance of some intertidal animals in relation to environmental temperatures and geographical distribution. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 37: 49–66.

SPÄRCK, R. 1936. On the relation between metabolism and temperature in some marine lamellibranchs and its ecological and zoogeographical importance. *Biol. Medd.* 13: 1–27.

STEPHENS, K. 1966. Seasonal changes in the vertical distribution of particulate and soluble material in Departure Bay, B.C. *Fish. Res. Board Can. MS Rep.* 904: 32 p.

STEWARD, M. G. ET R. C. DEAN. 1978. Amino acid absorption and assimilation in the shipworm *Bankia gouldi*. *Am. Zool.* 18: 575.

STRICKLAND, J. D. H. ET T. R. PARSONS. 1968. A practical handbook of seawater analysis. *Bull. Fish. Res. Board Can.* 167: 311 p.

THOMPSON, R. J. ET B. L. BAYNE. 1972. Active metabolism associated with feeding in the mussel *Mytilus edulis* L. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 9: 111–124.

1974. Some relationships between growth, metabolism, and food in the mussel, *Mytilus edulis* L. *Mar. Biol.* 27: 317–326.

VAHL, O. 1972. Efficiency of particle retention in *Mytilus edulis* L. *Ophelia* 10: 17–25.

1973a. Porosity of the gill, oxygen consumption and pumping rate in *Cardium edule* (L) (Bivalvia). *Ophelia* 10: 109–118.

VAHL, O. 1973b. Efficiency of particle retention in *Chlamys islandica* (O. F. Muller). *Astarte* 6: 21–25.

1973c. Pumping and oxygen consumption rates of *Mytilus edulis* of different sizes. *Ophelia* 12: 45–52.

VAN DAM, L. 1954. On the respiration of scallops (Lamellibranchia). *Biol. Bull.* 107: 192–202.

VAN WINKLE, W. 1968. The effects of season, temperature and salinity on the oxygen consumption of bivalve gill tissue. *Comp. Biochem. Physiol.* 26A: 69–80.

1972. Ciliary activity and oxygen consumption of excised bivalve gill tissue. *Comp. Biochem. Physiol.* 42A: 473–485.

1975. Problems in establishing the relationship between pumping rate and oxygen consumption rate in the hard clam, *Mercenaria mercenaria*. *Comp. Biochem. Physiol.* 50A: 657–660.

VAN WINKLE, W. ET C. MANGUM. 1975. Oxyconformers and oxyregulators: a quantitative index. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 17: 103–110.

VERDUIN, J. 1969. Hard Clam pumping rates: energy requirements. *Science* 166: 1309–1310.

VERNBERG, F. J. 1962. Comparative physiology: latitudinal effects on physiological properties of animals. *Ann. Rev. Physiol.* 25: 517–546.

VERNBERG, F. J., C. SCHLIEPER ET D. E. SCHNEIDER. 1963. The influence of temperature and salinity on ciliary activity of excised gill tissue of molluscs from Northern Carolina. *Comp. Biochem. Physiol.* 4A: 271–285.

WALLIS, R. L. 1975. Thermal tolerance of *Mytilus edulis* of eastern Australia. *Mar. Biol.* 30: 183–191.

WELLS, H. W. ET I. E. GRAY. 1960. The seasonal occurrence of *Mytilus edulis* on the Carolina coast as a result of transport around Cape Hatteras. *Biol. Bull.* 119:550–559.

WIDDOWS, J. 1973. Effect of temperature and food on the heart beat, ventilation rate, and oxygen uptake of *Mytilus edulis*. *Mar. Biol.* 20: 269–276.

1976. Physiological adaptation of *Mytilus edulis* L. to cyclic temperatures. *J. Comp. Physiol.* 105: 115–128.

WIDDOWS, J. ET B. L. BAYNE. 1971. Temperature acclimation of *Mytilus edulis* with reference to its energy budget. *J. Mar. Biol. Assoc.* UK 51: 827–843.

WIDDOWS, J., B. L. BAYNE, D. R. LIVINGSTONE, R. I. E. NEWELL ET P. DONKIN. 1979a. Physiological and biochemical responses of bivalve molluscs to exposure to air. *Comp. Biochem. Physiol.* 62A: 301–308.

WIDDOWS, J., P. FIETH ET C. M. WORRALL. 1979b. Relationships between seston, available food and feeding activity in the common mussel *Mytilus edulis*. *Mar. Biol.* 50: 195–207.

WIESER, W. 1973. Temperature relations of ectotherms: a speculative review, p. 1–23. *In* W. Wieser [ed.] *Effects of temperature of ectothermic organisms*. Springer-Verlag. 562 p.

Williams, R. J. 1970. Freezing tolerance in *Mytilus edulis*. *Comp. Biochem. Physiol.* 35A: 145–161.

Winter, J. E. 1969. Über den Einfluss des Nahrungskonzentration und andered Faktoren auf Filtierleistung un Nahrungsausnutzung der Muscheln *Arctica islandica* und *Modiolus modiolus*. *Mar. Biol.* 4: 7–135.

1973. The filtration rate of *Mytilus edulis* and its dependence on algal concentration, measured by a continuous automatic recording apparatus. *Mar. Biol.* 22: 317–328.

Yonge, C. M. 1926. Structure and physiology of the organs of feeding and digestion in *Ostrea edulis*. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 14: 295–386.

1928. The absorption of glucose by *Ostrea edulis*. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 15: 643–653.

Zeuthen, E. 1953. Oxygen uptake as related to body size in organisms. *Quart. Rev. Biol.* 28: 1–12.